Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die optischen Verhältnisse in der oberseitigen Blattepidermis tropischer Gelenkpflanzen.

Beiträge zur Auffassung der oberseitigen Laubblattepidermis als Lichtsinnesepithel

von

Dr. **Adolf Sperlich.**

Untersuchungen, ausgeführt unter Benützung der von Prof. Heinricher von seiner Studienreise nach Java mitgebrachten Materialien.

(Mit 2 Doppeltafeln und 9 Textfiguren.)

(**Vorgelegt in der Sitzung am 25. April 1907.**)

Einleitung.

Von seiner während des Wintersemesters 1903/04 erfolgten Studienreise nach Java hat Prof. Heinricher eine Zahl von Blättern, die sich durch den Besitz von Bewegungsgelenken auszeichnen, mitgebracht. Die Pflanzen, denen die betreffenden Objekte entstammen, gehören 20 Familien, die sich auf 14 Reihen der Phanerogamen verteilen,[1] an und sind in der Mehrzahl Vertreter der für die Tropen charakteristischen Lianen. Das kann uns nicht wundernehmen; denn erblicken wir in dem Besitze eines eigenen Organes zur Ausführung von tropistischen Bewegungen, die unabhängig vom normalen Wachstume des Blattes erfolgen, einen Vorteil,[2] in dem sich Pflanzen mit diesen Organen gegenüber solchen ohne dieselben befinden,[3] so dürften kaum andere Gewächse so oft in die

[1] Vergl. die systematische Übersicht am Schlusse.

[2] Vergl. Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Leipzig, Engelmann, 1905, p. 98, und Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II, p. 650 und 687.

[3] Hiebei kann uns der Bewegungsmodus im Gelenke, ob im einzelnen Falle Variations- oder Wachstumsbewegung, gleichgültig sein.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Lage kommen, diesen Vorteil auszunützen, als Kletter- und Schlingpflanzen, deren Eigentümlichkeiten ihre Entstehung gerade dem Kampfe um das Licht in hervorragendem Maße verdanken. Der häufige Wechsel in der Lage der Achsen, hervorgerufen entweder durch die eigenen Wachstumsbewegungen oder durch das sehr oft eintretende Abrutschen der Lianen von ihren Stützen, endlich direkt durch Änderung in den Lagenverhältnissen der Trag- und Stützbäume, bringt es mit sich, daß auch das Laubwerk immer wieder zu tropistischen, insbesondere heliotropischen Bewegungen veranlaßt wird. Wir können es darum im allgemeinen als im Interesse des Individuums gelegen auffassen, wenn auch ausgewachsene Blätter, deren gesamte assimilatorische Leistung wohl gewiß höher anzuschlagen ist als die entsprechende Arbeit der noch im Wachstume begriffenen, durch den Besitz eigener Bewegungswerkzeuge befähigt werden, unter veränderten Bedingungen sich das günstigste Licht dienstbar zu machen.

Was Prof. Heinricher veranlaßt hat, das genannte Material zu sammeln und zu konservieren, war der Gedanke, es könnte eine anatomische Untersuchung dieser Organe, die sich auf Vertreter der verschiedensten Familien erstreckt, möglicherweise so manches interessante Ergebnis zu Tage fördern. Der Gedanke erscheint vollkommen gerechtfertigt, wenn man erwägt, daß einerseits die bisherigen Untersuchungen, die uns mit dem Bauplane der Gelenkpolster, mit deren Bewegungsmechanik und mit den Beziehungen zwischen Bau und Funktion bekannt machen, an einer verhältnismäßig kleinen Zahl von Pflanzenarten angestellt worden und daß andrerseits auch in systematischen und morphologischen Werken nur selten Bemerkungen über die Gegenwart und den Bau dieser Organe zu finden sind.

Mittlerweile waren Haberlandt's Publikationen über die Lichtsinnesorgane erschienen und unter dem Einflusse derselben eine weitere Fragestellung schier unvermeidlich: Finden sich an der Oberseite der Lamina unserer Gelenkblätter Einrichtungen, die eine gesetzmäßige Intensitätsverteilung des Lichtes auf bestimmten Plasmahäuten herbeiführen? Es war naheliegend, von dem Vorhandensein eigener Bewegungsorgane auf die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Anwesenheit besonderer Einrichtungen zur Perzeption des Bewegung auslösenden Reizes zu schließen und das um so mehr, als schon Haberlandt eine Anzahl von Blättern mit mehr oder weniger ausgeprägten Gelenken in den Kreis seiner Untersuchungen gezogen hat, so z. B. *Ampelopsis,* Araliaceen, *Dioscorea quinqueloba, Maranta*-Arten, die Menispermaceen *Cocculus laurifolius* und *Anamirta cocculus, Monstera deliciosa,* Leguminosen, *Oxalis*-Arten u. a. Es waren, wenn die Richtigkeit der Haberlandt'schen Auffassung der Laubblattoberseite als Lichtsinnesepithel vorausgesetzt wird, gerade auch im Laubwerke tropischer Gewächse Einrichtungen zur Erzielung von Beleuchtungsdifferenzen an den Plasmahäuten zu vermuten; denn es hat Wiesner zum Teil im Gegensatze zu den Anschauungen anderer Forscher nachgewiesen, daß auch für viele Blätter der tropischen Laubpflanzen das diffuse Licht, speziell die Richtung des stärksten diffusen Lichtes, zur Erreichung der fixen Lichtlage von wesentlicher Bedeutung ist.[1] Fast alle als Unterholz auftretenden Holzgewächse, welche Wiesner im Buitenzorger Garten (und von da stammen die meisten meiner Untersuchungobjekte) zu beobachten Gelegenheit hatte, gehören, falls sie überhaupt die fixe Lichtlage gewinnen, einem Typus an, der auf schattigem Standorte dann die fixe Lichtlage erreicht, wenn die Blattflächen sich senkrecht auf das stärkste diffuse Licht gestellt haben.[2] Freilich ist zu bemerken, daß gerade die Lianen des genannten Gartens, wie Wiesner[3] hervorhebt, nicht ganz in Beleuchtungsverhältnissen wachsen, durch welche ihr natürlicher Standort ausgezeichnet ist: an diesem stehen ihnen die gewaltigen Stützbäume des tropischen Urwaldes, im Garten Stützen von geringerer Schattenwirkung zur Verfügung. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß optische Einrichtungen, die an Gartenexemplaren gefunden wurden, bei Individuen des Urwaldschattens in viel besserer Weise ausgebildet zu finden wären.

---

[1] Wiesner, Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg, I und II. Diese Sitzungsberichte, Bd. CIII, 1894, p. 10 ff. und p. 26.

[2] A. a. O., p. 15.

[3] A. a. O., p. 18.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die oben mitgeteilte Schlußfolgerung vom Bewegungswerkzeug auf das Sinnesorgan erweist sich nun allerdings bei genauer Erwägung als nicht ganz einwandfrei. Fürs erste ist zu bemerken, daß bei den häufigen Erscheinungen des Nyktitropismus die Gelenkpolster der Blätter nicht nur Bewegungswerkzeuge, sondern zugleich Organe zur Perzeption des die photonastischen Bewegungen auslösenden Reizes sind. Es sei darauf hingewiesen, daß sich sogar im anatomischen Baue gewisser Gelenkpolster Einrichtungen vorfinden, die als im Dienste der Reizperzeption stehend aufgefaßt werden können: »Die relative oder fast absolute Interstitienlosigkeit der peripherischen Rinde, welche den lichtempfindlichen Polstern ausnahmslos zukommt.« Dies Verhalten macht das Schwellgewebe nach Schwendener[1] durchleuchtungsfähig und ermöglicht dadurch seine Reaktion auf Helligkeitsschwankungen. Ferner geht aus den Versuchen Krabbe's[2] und Haberlandt's[3] hervor, daß auch die heliotropischen Bewegungen der Spreite von *Phaseolus* vorzüglich durch die Reizbarkeit des oberen Gelenkpolsters ausgelöst werden und wenn auch wiederholte Versuche Haberlandt's[4] dargetan haben, daß bei *Phaseolus* eine Beeinflussung des Polsters seitens der Lamina möglich ist, so muß doch immerhin zugegeben werden, und auch Haberlandt spricht es aus, daß das obere Gelenk von *Phaseolus* auch in Bezug auf den Heliotropismus in hohem Grade autonom ist. Das sind Erwägungen, welche die Allgemeingültigkeit der oben erwähnten Schlußfolgerung jedenfalls stark beeinträchtigen. Andrerseits will mir scheinen, ist bisher wenig darauf geachtet worden, ob wirklich die Mehrzahl der Gelenkblätter Schlafbewegungen ausführen, und das ist meines Erachtens für unsere Fragestellung von Wichtigkeit. Aller-

---

[1] Schwendener, Die Gelenkpolster von *Mimosa pudica*; Sitzungsberichte der königl. preuß. Ak. der Wissensch., Berlin, 1897, p. 234.

[2] Krabbe, Zur Kenntnis der fixen Lichtlage der Laubblätter; Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. XX, 1889.

[3] Haberlandt, Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt; Ber. der deutsch. bot. Ges., Bd. XXII, 1904, p. 110.

[4] Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 19 bis 23.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dings sagt Jost:[1] »Nicht alle, aber doch die meisten gelenkführenden Blätter machen nyktitropische Bewegungen«; stellt man aber diesem Ausspruche den Satz Stahl's entgegen: »Alle Blätter mit Variationsbewegung sind, wie bekannt, von zarter, krautiger Beschaffenheit«,[2] und findet bei der Durchmusterung des von Prof. Heinricher gesammelten Tropenmaterials eine Reihe derber lederartiger Blätter mit erstaunlich mächtigen Gelenksverdickungen, so wird man eher in der Ansicht gekräftigt, daß eine große Zahl von Gelenkspflanzen nyktitropischer Variationsbewegungen nicht fähig ist. Leider war es mir mit einer einzigen Ausnahme *(Anamirta cocculus)* nicht möglich, meine Untersuchungsobjekte in lebendem Zustande zu beobachten; doch scheint es mir ganz ausgeschlossen, daß der großen Zahl von Tropenforschern der Nyktitropismus derbblättriger, gelenkführender Lianen, wenn überhaupt vorhanden, hätte jemals entgehen können. Die Unterscheidung von Gelenken mit nyktitropischen Bewegungen und solchen, welche derartige Bewegungen nicht ausführen, erweist sich aber deshalb in unserem Falle von großer Wichtigkeit, weil es nach den bisherigen Erfahrungen gerade die nyktitropisch reagierenden Gelenke sind, welche sich auch direkt heliotropisch reizbar zeigen. Die großen Schwierigkeiten, welche sich übrigens infolge der Komplikation zwischen Helio- und Nyktitropismus und besonders dessen Nachwirkungen bei der Deutung von Experimenten mit diesen Objekten ergeben, finden wir schon hervorgehoben.[3]

---

[1] Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie; Jena. Fischer, 1904, p. 621.

[2] Stahl, Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen; Botan. Zeitung, 55. Jahrg. 1897, p. 92. »Schon in unserer Flora,« schreibt Stahl an dieser Stelle weiter, »heben sich durch dieses Merkmal die Papilionaceen von der Mehrzahl der mit ihnen vergesellschafteten anderen Pflanzen ab. In viel höherem Grade macht sich der Kontrast in den Tropenländern bemerkbar, und in zahlreichen Schilderungen aus den Äquatorialgegenden wird auf den so auffallenden Gegensatz zwischen der zarten lichtgrünen Belaubung der Mimoseen und den schwarzgrünen derben Assimilationsorganen der übrigen Baumarten hingewiesen; auch ist bekannt, daß Variationsblätter sehr leicht welken.«

[3] Vergl. die Beeinflussung der Experimente Haberlandt's mit *Phaseolus* durch den Nyktitropismus; Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 21 und 22.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fürs zweite darf man nicht außer acht lassen, daß in vielen Fällen das Gelenk des tropischen Blattes nicht so sehr zur prompten Erzielung einer durch die Richtung des stärksten diffusen Lichtes bestimmten Einstellung dienen wird, sondern daß das betreffende Blatt ähnlich wie unsere Robinie[1] im Gelenke ein Werkzeug besitzt, durch welches es befähigt wird, sich dem Einflusse schädlicher direkter Bestrahlung zu entziehen. Daß für solche Fälle die Ausbildung eigener Lichtsammelapparate keinen Sinn hat, ist klar.

Unter Berücksichtigung der in den besprochenen Verhältnissen gegebenen Beschränkung nun schien mir der Schluß von dem Vorhandensein besonderer Bewegungswerkzeuge auf die Anwesenheit eigener Einrichtungen in der lichtperzipierenden Lamina vollkommen berechtigt und gleichsam ein allerdings nicht vollwertiger Ersatz für die fehlende Möglichkeit bestätigender Experimente.

Aus Haberlandt's Versuchen[2] geht hervor, daß bei den meisten Kletter- und Schlingpflanzen die grobe Einstellung in die Richtung des günstigsten Lichtes durch den Heliotropismus des Blattstieles, die feine Einstellung jedoch durch Bewegungen der die Lichtrichtung perzipierenden Blattlamina erfolgt. »Dieses Zusammenwirken von Blattstiel und Spreite,« schreibt Haberlandt, »wie wir es auch bei *Tropaeolum*[3] beobachtet haben, und wie es überhaupt bei den meisten Schling- und Kletterpflanzen und wahrscheinlich auch sonst sehr häufig vorkommt,

---

[1] Wiesner, Über die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke; Biolog. Zentralbl. XIX, 1899, p. 6.

[2] Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt, p. 111; Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 15 und 24.

[3] Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 15. Rücksichtlich *Tropaeolum* ist zu bemerken, daß, wiewohl dessen Blattstiel keine gelenkartige Verdickung zeigt, immerhin in der Lagerung der Gefäßbündel des Stieles Anklänge an die anatomischen Verhältnisse echter Gelenke zu finden sind. Hierüber schreibt Haberlandt (a. a. O., p. 6): »Zuweilen beschränkt sich die anatomische Ähnlichkeit mit echten Gelenken bloß darauf, daß die im Kreise gelagerten Bündel des Blattstielquerschnittes in der betreffenden Längszone gegen das Zentrum gerückt sind (*Tropaeolum*-Arten). Ich zweifle nicht, daß eine ausgebreitete Untersuchung alle Übergänge vom gewöhnlichen Blattstielbau bis zu den Merkmalen typischer Gelenke aufdecken würde.«

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ist ja in hohem Grade biologisch vorteilhaft.« Daß übrigens gerade die meist sehr kräftigen, nicht selten mit Periderm umgebenen Gelenke derber ledriger Blätter bei der Lichtperzeption unbeteiligt sind, also lediglich als Bewegungswerkzeuge fungieren, zeigt Haberlandt's Versuch mit *Monstera deliciosa*.[1]

Auf einen in der Beschaffenheit des Untersuchungsmaterials gelegenen Mangel möchte ich gleich an dieser Stelle aufmerksam machen, der möglicherweise in der Folge die eine oder die andere Korrektur an meinen Befunden notwendig machen wird: es standen mir fast ausschließlich in Alkohol konservierte Objekte zur Verfügung. Es haben zwar frühere Untersuchungen[2] ergeben, daß auch Alkoholmaterial zur Beobachtung der Lichtkontraste beim Linsenversuche Haberlandt's[3] brauchbar ist, doch ist es ja denkbar, daß das konservierte Material infolge veränderter Inbibitionsverhältnisse der Membranen, infolge etwaig höherer Konzentration im Zellsaftraume von Zellen mit kontrahiertem Plasmaschlauche und ganz besonders infolge der Auflösung stark lichtbrechender Substanzen, wie z. B. der ätherischen Öle, da und dort andere Beleuchtungseffekte zeigt als das lebende Objekt. Von der Wiedergabe einiger gelungener photographischer Aufnahmen von Linsenversuchen habe ich ganz abgesehen, da dieselben wesentlich nichts Neues bieten. Dem Berichte über die Beobachtungen bei den einzelnen Objekten seien einige allgemeine, den Gegenstand betreffende Erörterungen vorangestellt.

Es ist mir eine Freude, an dieser Stelle Herrn Prof. Heinricher, meinem in Freundschaft mir zugetanen Lehrer, für das der Arbeit entgegengebrachte Interesse den wärmsten Dank zu sagen; zu besonderem Danke bin ich überdies Herrn

---

[1] Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt, p. 111; Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 18 bis 19.

[2] v. Guttenberg, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter von *Adoxa Moschatellina* L. und *Cynocrambe prostrata* Gärtn.; Ber. der deutsch. bot. Ges., Bd. XXIII, 1905, p. 265 und 269.

[3] Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt, p. 114; Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 52 bis 56.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Dr. Th. Valeton vom botanischen Garten zu Buitenzorg verpflichtet, der in entgegenkommendster Weise manche durch die Eile der Aufschreibung oder durch die Mangelhaftigkeit der Originaletikette verursachte Verstümmelung bei Pflanzennamen richtiggestellt hat.

1. Optische Wirkung verdickter Außenmembranen der oberseitigen Blattepidermis.

Bei der Behandlung der Strahlenbrechung durch die papillös vorgewölbte Außenwand der oberseitigen Blattepidermiszellen bemerkt Haberlandt, daß durch die annähernd parallel begrenzte Zellwand und den ebenso begrenzten Plasmabeleg keine Ablenkung der Strahlen erfolgt.[1] Dies hat rücksichtlich der Zellwand nur insofern Gültigkeit, als dieselbe, wie bei den von Haberlandt untersuchten Blättern mit bogig vorgewölbter Außenwand fast durchgehends, von zarter Beschaffenheit ist. Nun zeichnen sich aber gerade die immergrünen Bäume und Sträucher der Tropen durch die bekannten, derbledrigen, häufig wie mit einer glänzenden Firnisschichte überzogenen Blätter aus, deren Epidermisaußenwände vielfach bedeutende Verdickungen zeigen. Wie ich gleich an der Hand von Konstruktionen nachweisen werde, muß die Lichtintensitätsverteilung und deren Änderung an den inneren Plasmahäuten derartiger Epidermiszellen [2] trotz Vorwölbung bei gleichmäßiger, nahezu konzentrischer Verdickung der Außenmembranen beeinträchtigt werden. Dieser nachteilige Einfluß gleichmäßiger Membranverdickungen wird naturgemäß um so stärker sein, je dicker die äußere Zellwand ist. Soll demnach eine lichtempfindliche, mit verdickten Membranaußenwänden versehene Blattlamina an den Plasmahäuten der Innenwände ihrer

[1] Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 57.

[2] Nach Haberlandt's Auffassung, die durch die jüngst veröffentlichten Versuche mit *Begonia semperflorens* Lk. (Haberlandt, Ein experimenteller Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan; Ber. der deutsch. bot. Ges., Bd. XXIV, 1906, p. 361 bis 366) eine sehr wesentliche Stütze erfahren hat, wird diese Änderung direkt als die heliotropische Bewegung auslösender Reiz empfunden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Epidermiszellen eine gleichwertige Lichtkonzentration erfahren wie eine zartwandige Spreite, so müssen Einrichtungen getroffen sein, welche den nachteiligen Einfluß der Verdickung aufheben. Darauf weist schon die Tatsache hin, daß Haberlandt just bei zwei Pflanzen mit derben ledrigen Blättern, bei dem aus China stammenden Zierstrauch *Lonicera fragrantissima* Lindl. et Pax.[1] und bei der windenden, in Guayana und Brasilien heimischen Verbenacee *Petraea volubilis* Jacq.[2] an

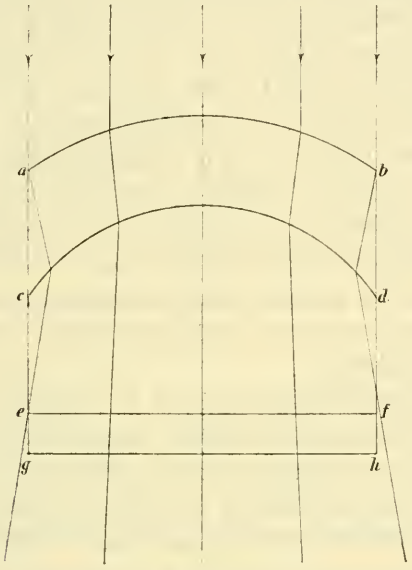


Fig. 1.

der dickwandigen Außenseite der Blattepidermis besonders wirksame Apparate zur Lichtkonzentration gefunden und beschrieben hat. Derartige Apparate, denen man einen äußerst vollkommenen Grad der Anpassung an ihre Funktion wohl kaum wird absprechen können, fand ich bei meinen Objekten allerdings nicht, doch will ich gleich zeigen, wie durch wesentlich einfachere Einrichtungen die nach außen derbwandige

[1] Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 69 bis 70, Taf. I, Fig. 22.

[2] A. a. O., p. 73 bis 75, Taf. II, Fig. 11 bis 17.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zelle befähigt wird, eine gleiche Lichtkonzentration an den Plasmabelegen ihrer Innenwand hervorzurufen wie die zartwandige, ja in vielen Fällen sogar eine weit vollkommenere.

In der vorstehenden Fig. 1 ist eine Epidermiszelle beiläufig in den Dimensionsverhältnissen gezeichnet, wie sie den oberseitigen Epidermiszellen im Blatte einer nicht näher bestimmten Art der in Australien und auf der pazifischen Inselwelt heimischen Verbenacee *Faradaya* zukommen. Das ledrige Blatt dieser hoch kletternden Liane zeichnet sich durch zwei mächtige Gelenksverdickungen aus, von denen die eine an der Blattstielbasis 2·5 bis 3 *cm* lang und 0·5 bis 0·6 *cm* breit, die andere am oberen Blattstielende 1·5 *cm* lang und 0·4 *cm* breit ist. Der zwischen den beiden Verdickungen gelegene Abschnitt des Blattstieles mißt 2 bis 2·2 *cm* in der Länge und 0·25 bis 0·3 *cm* in der Breite. In seiner Gesamtheit sieht der Blattstiel mit seinen verschieden gerichteten Abschnitten dem mit Gelenken versehenen Arme einer Präparierlupe nicht unähnlich. Aus der Abbildung auf Taf. II, Fig. 1, geht jedenfalls hervor, daß sowohl Stiel als Lamina mit Hilfe der beiden Gelenke bedeutende Bewegungen ausführen.

Der Kreisringabschnitt *a b c d* in Textfigur 1 stellt uns den Durchschnitt durch die äußere verdickte Membran dar, die in diesem Falle als Mantelstück einer Hohlkugel angenommen wurde. Die Dicke des Mantels ist nach dem Mittelwerte der an verschiedenen Punkten der Zellaußenwand erfolgten Messungen berechnet.[1] Wenn nun paralleles Licht senkrecht auf eine derartige Zelle fällt, so werden die Strahlen unter der Voraussetzung, daß sich innerhalb der Zelle das gleiche Medium befindet wie außerhalb derselben, durch den Hohlkugelmantel, wie aus der Figur ersichtlich, zerstreut. In diesem in Wirklichkeit niemals möglichen Falle käme demnach trotz Vorwölbung der Außenwand keine Lichtkonzentration an der Zellinnenwand zu stande. Ich wählte bei der Konstruktion des Strahlenganges durch die Membranverdickung den Brechungs-

[1] Dieselben ergaben in der Mehrzahl die Werte 0·005 und 0·009 *mm*, im Maßstabe der Konstruktion (1 : 1665) 8 und 15 *mm*; als Mittelwert wurde 12 *mm* angenommen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

exponenten des Glases $= \frac{3}{2}$.[1] Obwohl das hohe Brechungsvermögen pflanzlicher Zellwände schon seit langem allgemein angenommen wird, so sind uns doch erst vor kurzem durch die dankenswerte Arbeit Josef Schiller's[2] aus Wiesner's pflanzenphysiologischem Institute genauere Werte wenigstens für bestimmte Membranen bekannt geworden. Nach Schiller's Ergebnissen halten die Wände der untersuchten Bast- und Holzfasern den Vergleich mit stark brechenden verbreiteten Mineralen sehr wohl aus.[3] Bei der Durchsicht der Schiller'schen Tabellen[4] ergeben sich als höchste Werte 1·5894 für die Bastfaser von *Calotropis gigantea*, 1·5879 bei *Boehmeria nivea*, 1·5870 bei *Cannabis sativa*, wenn das Licht parallel mit der Faserrichtung schwingt,[5] als niederste Werte erscheinen bei der schwach doppelbrechenden Faser von *Agave americana* 1·53 und 1·522. Es ist demnach für die Außenwand der Epidermiszellen der Exponent $\frac{3}{2}$ gewiß nicht zu hoch gegriffen.

Die durch den Hohlkugelmantel bewirkte, wie wir gesehen, unvorteilhafte Divergenz der Strahlen wird in Wirklichkeit nicht nur aufgehoben, sondern sogar in eine Strahlenkonvergenz übergeführt, da das Licht beim Verlassen der Membranschichten niemals Luft, sondern den Zellsaft antrifft, dessen Brechungsexponenten ich mit Haberlandt gleich dem des Wassers $\left(\frac{4}{3}\text{ in Bezug auf Luft}\right)$ angenommen habe. Es ergibt sich demnach für die Konstruktion des Strahlenganges aus der Zellwand in den Zellsaft $n = \frac{9}{8}$. Die diesen Verhältnissen entsprechende Konstruktion zeigt die linke Zelle in Fig. 2. Die rechte Zelle in derselben Figur ist von gleich

---

[1] Für Linie D ist n des Crownglases $= 1·5296$.

[2] J. Schiller, Optische Untersuchungen von Bastfasern und Holzelementen. Diese Sitzungsber., Bd. CXV, 1906, p. 1623 bis 1659.

[3] A. a. O., p. 1640.

[4] A. a. O., p. 1636.

[5] Die von J. Schiller untersuchten Elemente sind sämtlich doppelbrechend.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

großem Protoplasten, ihre Außenmembran $d\,l$ ist jedoch unverdickt. Vergleichen wir die zwei Zellen in Bezug auf die Lichtsammlung an den Innenwänden, so ergibt sich sofort, daß die Zelle mit gleichmäßig verdickter Außenmembran gegen die zartwandige Zelle im Nachteil ist. Die Parallelen $e\,f\,m$ und $g\,h\,n$ geben die Grenzen an, zwischen welchen sich die Tiefendimensionen der *Faradaya*-Zellen halten. Die Größe der dunklen Randzone ist auf der Innenwand $e\,f$ zwar noch nicht merklich anders als auf der entsprechenden Innenwand der zart-

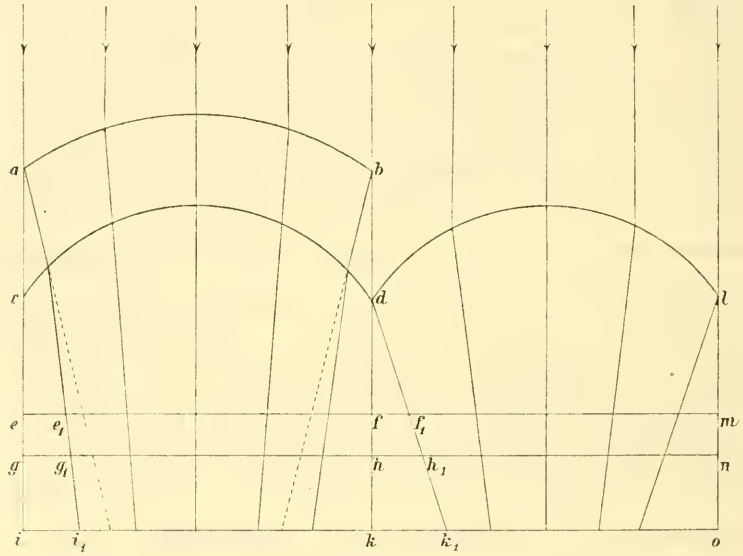


Fig. 2.

wandigen Zellen $f\,m$ ($e\,e_1$ nahezu gleich $f\,f_1$); bei der Betrachtung der Innenwände $g\,h$ und $h\,n$ ergibt sich jedoch schon $g\,g_1 < h\,h_1$. Dieser Unterschied wird bei einer noch höheren Zelle bedeutender; so ist zum Beispiel $k\,k_1$ schon viel größer als $i\,i_1$. Je höher also eine Epidermiszelle mit verdickter Außenwand ist, um so mehr macht sich im Verhältnis zu einer entsprechenden zartwandigen Zelle der Nachteil einer gleichmäßigen Membranverdickung geltend.

Nach dieser Überlegung erscheint es dem besonderen Bedürfnisse in hohem Maße entsprechend, wenn in bestimmten

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fällen die Membranverdickung nicht in Form eines Hohlkugelmantels, sondern in Form einer bald stärkeren, bald schwächeren Sammellinse entwickelt ist. Und in der Tat finden wir dies bei der großen Mehrzahl der Epidermiszellen von *Faradaya*. Das Blattquerschnittbild auf Taf. II, Fig. 2, zeigt uns, daß die Membranverdickung nach außen annähernd durch eine Kugelfläche, nach innen jedoch annähernd durch eine Ebene begrenzt ist. Die Bogen an der Stelle des Zusammentreffens der Radialwände mit der Außenwand, wohin wenig Licht gelangen kann, sind in der folgenden Konstruktion außer acht gelassen. Den Strahlengang in diesen Zellen zeigt Textfigur 3*a*. Ein Blick auf die Fig. 3*a* und 2 belehrt uns sofort über die bedeutendere Lichtkonzentration an den Innenwänden der Zelle in Fig 3*a*: die dunkle Randzone $e\,e_1$ oder $g\,g_1$ in Fig. 3*a* ist bedeutend größer als die entsprechende Zone $e\,e_1$ oder $g\,g_1$ in Fig. 2, ja sogar größer als die Randzone der zartwandigen Zelle $f f_1$, beziehungsweise $h h_1$.

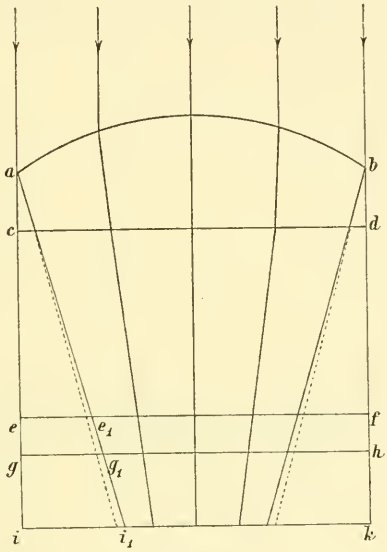


Fig. 3*a*.

Eine noch kräftigere Strahlenkonvergenz erhält man, wenn statt des Exponenten des Glases $= \frac{3}{2}$ für die Zellwand annähernd der Exponent des Schwefelkohlenstoffes $\left(\frac{8}{5}\right)$ angenommen wird, wie das bei Fig. 3*b* geschehen ist. In Wirklichkeit liegt der Brechungsexponent der vollständig kutinisierten Membranen von *Faradaya*-Epidermiszellen zwischen den zwei angenommenen Werten 1·5 und 1·6. Genau stellte ich denselben nicht fest, da das eine Untersuchung für sich in Anspruch

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

genommen hätte. Es ergab sich jedoch, daß die Membran merklich stärker lichtbrechend ist als das von Zeiß gelieferte Ol. ligni Cedri mit $n = 1 \cdot 515$ und bedeutend schwächer als Schwefelkohlenstoff, $n = 1 \cdot 6303$.

Ein noch weit besserer Beleuchtungseffekt an den Innenwänden der Epidermiszellen wird erzielt, wenn die Außenwand nicht wie bei den *Faradaya*-Blättern die Gestalt einer plankonvexen Linse hat, sondern die Form einer bikonvexen Linse annimmt. Auch dieser Fall, den ich besonders schön zweimal angetroffen, werde hier an einem Beispiele vorgeführt.

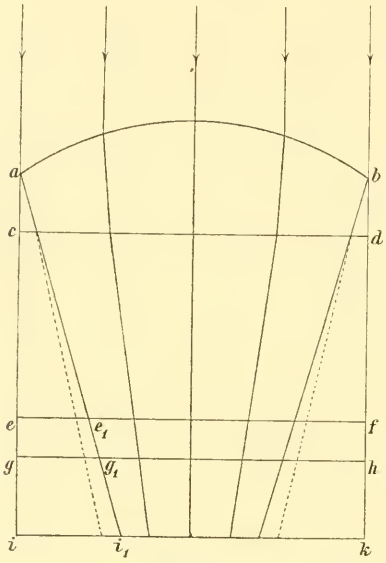


Fig. 3*b*.

Der in Ceylon heimische, mit irritablen Kletterhaken versehene Strauch *Paramignya armata* Oliv. aus der Gruppe der Aurantieen zeichnet sich durch den Besitz langgestielter dreifiedriger Blätter aus. Die länglich-elliptischen Teilblätter sind sehr derb und weisen an ihren kleinen Epidermiszellen bedeutende Verdickung der Außenmembranen auf. Auch hier sind diese Membranen vollständig kutinisiert. Der $5 \cdot 5$ bis 6 *cm* lange und durchschnittlich $0 \cdot 2$ *cm* breite Blattstiel trägt sowohl an seiner Basis als auch an seinem oberen Ende Gelenke. Das Basisgelenk ist nicht sehr stark ($0 \cdot 4 : 0 \cdot 34$ *cm*), um so auffälliger ist das mächtige Gelenk am oberen Ende von einer durchschnittlichen Dicke von $0 \cdot 45$ *cm*. Wie in Fig. 14*b* auf Taf. II ersichtlich, schließen sich an dieses Gelenk überdies noch drei am Grunde der Teilblätter befindliche Gelenke an. Es ist wohl kaum zu bezweifeln, daß in diesem Falle gerade die mit besonders großen Bewegungswerkzeugen versehenen Spreiten der Teilblätter die Lichtrichtung perzipieren, um so mehr als die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Gelenke selbst mit ihrer starken, eine große Zahl von Lentizellen tragenden Rinde, wie schon in der Einleitung hervorgehoben, kaum lichtempfindlich sein dürften. Auch befinden sich wenigstens die Gelenke der Teilblätter vollständig im Schatten der Spreiten. Das Bild des Blattquerschnittes auf Taf. II, Fig. 15, zeigt uns denn auch, wie die stark verdickten Außenwände der Epidermiszellen die Gestalt bikonvexer Linsen angenommen haben. Den Strahlengang durch diese Zellen entnehmen wir aus den Textfig. 4*a* und 4*b*. In Fig. 4*a* ist die Sammellinse aus Glas, in Fig. 4*b* aus Schwefelkohlenstoff gedacht. Wie bei *Faradaya* liegt auch hier der Brechungsexponent

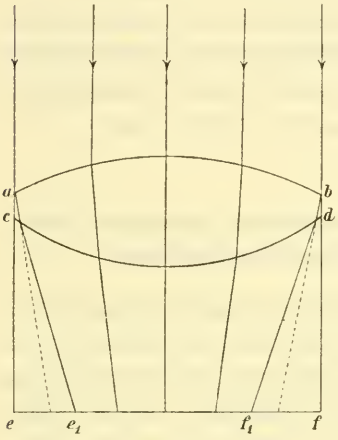


Fig. 4*a*.

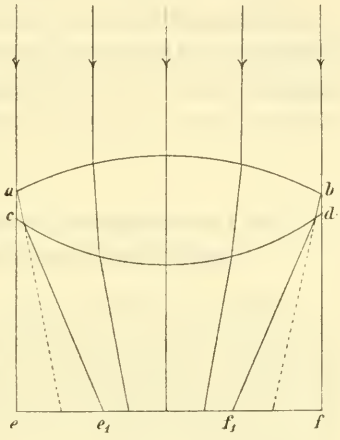


Fig. 4*b*.

zwischen den zwei angenommenen Werten. Aus den beiden Figuren geht hervor, daß durch die Zellaußenwand eine breite dunkle Randzone ee_1 und ff_1 und ein lichtkräftiges helles Mittelfeld auf den Innenwänden erzeugt wird.

Ich glaube nun, es hat keine Schwierigkeit, diese auffallende Vermeidung der Gleichmäßigkeit bei der infolge anderer Ursachen notwendig werdenden Verdickung der Außenmembranen gerade der oberseitigen Epidermiszellen als im Dienste der Lichtperzeption stehend zu betrachten. Hiedurch aber scheint mir für Haberlandt's Auffassung nach dessen eigenen Worten eine weitere Stütze gewonnen: »Je umfassender aber ein Erklärungsprinzip ist, je mehr Einzeltatsachen es erhellt,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

desto größer ist seine Berechtigung.«[1] Glaubte man hingegen die geschilderten Membranverdickungserscheinungen bloß durch irgend welche Druck- oder Spannungsverhältnisse, hervorgerufen durch gegenseitige Beeinflussung sich gleichzeitig verdickender Membranen anstoßender Zellen erklären zu können, so wäre die Frage berechtigt, warum diese Druck- und Spannungsverhältnisse in anderen Fällen gerade zum Gegenteil, zur Ausbildung von konkaven Linsen führen, die, wenn man das große Brechungsvermögen derselben in Betracht zieht, durch bedeutende Lichtzerstreuung die Beleuchtungsdifferenzierung auf den Epidermisinnenwänden beeinträchtigen.

Die im Dienste verschiedener Funktionen ausgebildete, oft vollständig kutinisierte Verdickung der Außenmembran ist demnach auch mit Rücksicht auf die Bedürfnisse der Lichtperzeption möglich, denn die Verdickungen werden derart eingerichtet, daß der hiezu notwendige Strahlengang erfolgen kann.

2. Die Lichtreflexion an stark verdickten, konkaven Zellinnenwänden der oberseitigen Blattepidermis.

Nicht nur durch bogig vorgewölbte Außenmembranen oder durch besondere Einrichtungen zur Sammlung der Lichtstrahlen wird eine ungleichmäßige Lichtverteilung an den Plasmahäuten der Epidermiszellen und eventuell darunter liegender Zellschichten hervorgerufen, sondern es bedingen auch gegen das Assimilationsgewebe pyramidenstutz- oder kalottenförmig einspringende Epidermiszellen mit ebenen Außenmembranen eine stärkere Beleuchtung des Mittelfeldes ihrer inneren Plasmabelege. Auch diesen Fall, den Haberlandt für eine unvollkommenere Anpassung an das Bedürfnis der Lichtperzeption auffaßt, beschreibt der genannte Forscher bei vielen euphotometrischen Laubblattspreiten.[2] Die Lichtperzeption kann jedoch hier nur an den Plasmabelegen der Epidermisinnenwände erfolgen, während bei Zellen mit bogig vorgewölbter Außen-

[1] Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 51.

[2] Haberlandt, Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt, p. 115 bis 116; Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 44 bis 46.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

membran zu der ungleichmäßigen Lichtverteilung an den Innenwänden noch eine ungleichmäßige Beleuchtung der Außenwand infolge deren Vorwölbung hinzu kommt. In letzterem Falle kann demnach, wie Haberlandt hervorhebt,[1] auch in den Plasmabelegen der Zellaußenwände die geänderte Lichtrichtung durch Verschiebung der Intensitätsverteilung perzi-

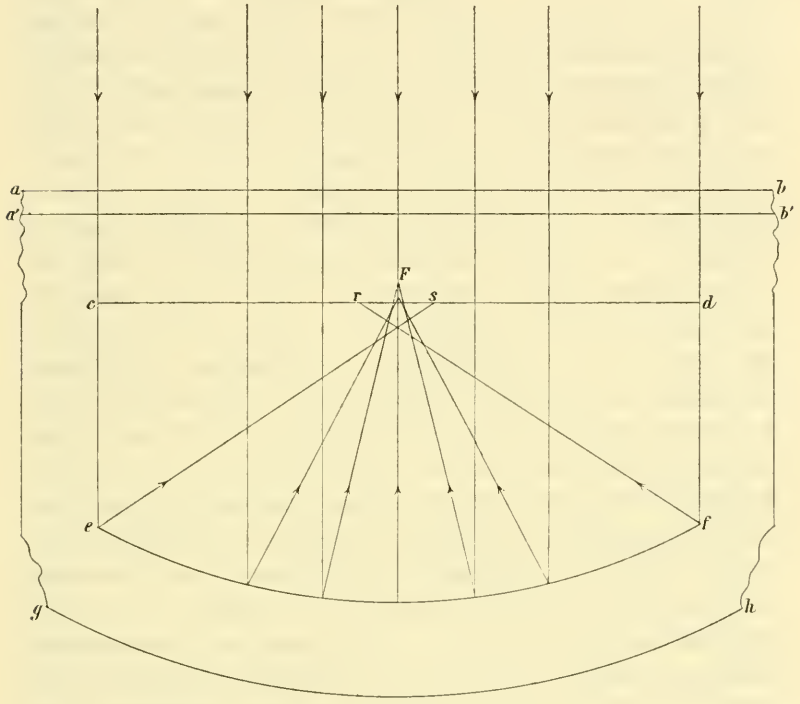


Fig. 5.

piert werden. Ich bin nun auf Grund von Beobachtungen und Konstruktionen über die Lichtreflexion an den bogig gegen die Palisaden einspringenden Epidermisinnenwänden im Falle ansehnlicher Verdickung derselben zu der möglichen Auffassung gelangt, daß auch Epidermiszellen mit ebenen Außenwänden in den diesen anliegenden Plasmabelegen die Lichtrichtung und deren Änderung perzipieren. Ich will diese,

[1] A. a. O., p. 44 und 95.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wie ich ausdrücklich betone, mögliche Einrichtung an der Hand eines Beispieles vorführen.

Die in den Himalayagegenden heimische *Magnolia sphenocarpa* Hook. besitzt derbledrige Blätter, deren von der Lamina nicht scharf abgesetzter Blattstiel am Grunde eine gelenkige Verdickung ähnlich wie der Blattstiel unserer Roßkastanie zeigt (vergl. Taf. I, Fig. 1). Die Epidermiszellen der von Haberlandt[1] untersuchten *Magnolia*-Arten, unter denen besonders *Magnolia acuminata* genannt wird, sind durch vorgewölbte Außenmembranen und ebene Innenwände ausgezeichnet. Die oben genannte, von mir untersuchte Art weist ebene Außenwände und gegen das Assimilationsgewebe vorgewölbte Innenmembranen auf. Sämtliche Zellwände sind ziemlich gleichmäßig verdickt, wie aus Fig. 3 auf Taf. I ersichtlich wird. Die Textfig. 5 soll uns die Beleuchtungsverhältnisse in einer derartigen Epidermiszelle demonstrieren, wobei angenommen ist, daß das Licht senkrecht auf die eben ausgebreitete Blattlamina fällt. Die Zelle ist schematisiert in 1875facher Vergrößerung gezeichnet; *abcd* ist die verdickte ebene Außenwand, $a\,a_1\,b\,b_1$ die gleichmäßig dahinziehende Kutikula, *efgh* die nach innen bogige, ebenfalls stark verdickte Innenwand, *cdef* das Lumen der Zelle. Wie Haberlandt hervorgehoben hat, ist das Mittelfeld der Zellinnenwand kräftiger beleuchtet als die Randpartien, da die Lichtstrahlen auf jenes senkrecht oder nahezu senkrecht, auf diese jedoch unter spitzem Winkel einfallen. Aus meiner Konstruktion geht nun hervor, daß unter der Voraussetzung genügend kräftiger Lichtreflexion durch die Zellinnenwände auch an den im übrigen durch das von oben eintretende Licht gleichmäßig beleuchteten Außenwänden eine Differenz in der Beleuchtungsintensität des Mittelfeldes und der Randpartien zustande kommt. Sämtliche auf die Innenwand der Zelle fallenden Strahlen werden nach der Kreisfläche *rs* zurückgeworfen, deren Grenzlinie durch die Schnittpunkte der äußersten Randstrahlen mit der Außenwand bestimmt ist. Da in unserem Falle der Focus des Konkavspiegels annähernd auf der inneren Grenzfläche der Außenwand liegt, so ist das Zentrum derselben

[1] A. a. O., p. 58 und 59.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

bei genügender Stärke des reflektierten Lichtes kräftiger beleuchtet als die übrigen Partien. Diese Beleuchtungsverhältnisse an den Zellinnen- und Zellaußenwänden ändern sich sofort, wenn das Licht nicht senkrecht auf die Blattspreite fällt, sondern unter spitzem Winkel. Die betreffende Änderung ersehen wir aus Textfig. 6. Infolge der Lichtbrechung der

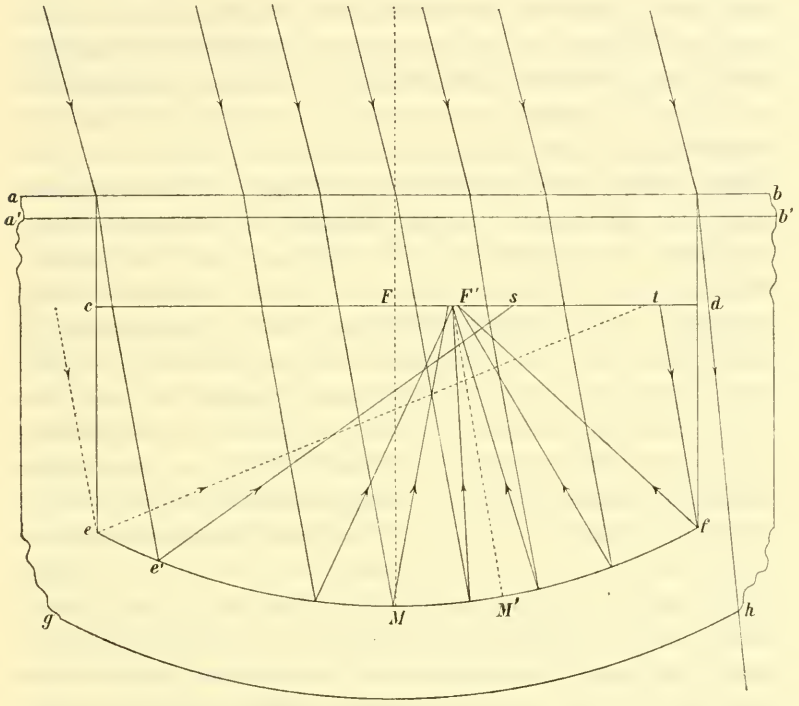


Fig. 6.

stark verdickten Außenmembran, für welche hier wie bei den vorhergehenden Konstruktionen $n = \frac{8}{5}$ angenommen wurde, ist der Einfallswinkel der Lichtstrahlen im Lumen der Zelle etwas kleiner als er es beim Auffallen der Strahlen auf die Lamina war. Zunächst entnehmen wir der Konstruktion die von Haberlandt mitgeteilte Verschiebung des helleren Mittelfeldes an der Innenwand von M nach M'. Ebenso verschiebt sich nun

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

aber, wie die Figur ergibt, die Fläche, auf welcher sich das reflektierte Licht sammelt, von F nach F'. Überdies besteht das Reflexionsfeld auf der Zellaußenwand nicht mehr aus konzentrischen Ringen von gleichmäßig abnehmender Intensität wie im Falle senkrechten Lichteinfalles, sondern die Beleuchtungsverhältnisse werden jetzt im seitwärts verschobenen Reflexionsfelde exzentrisch. Es sei übrigens bemerkt, daß einiges reflektierte Licht immerhin außerhalb dieses Feldes die obere Zellwand treffen muß; es ist das von der Radialwand df auf die Innenwand geworfene Licht, welches von dieser annähernd in die Fläche FF' reflektiert wird, und das auf die Fläche ee der Innenwand fallende Licht, welches durch Reflexion auf die Fläche st fällt. Im Verhältnisse zum übrigen Lichte erscheinen aber diese gleichsam verirrten Strahlen in verschwindender Minderheit. Sehr gut lassen sich diese durch die Hohlspiegelwirkung der Zellinnenwände auf den Außenmembranen erzeugten Beleuchtungsverhältnisse beim Linsenversuche beobachten. Stellt man zunächst auf die Zellkerne der Epidermiszellen, die meist der Innenwand anliegen, ein und verschiebt dann allmählich den Tubus des Mikroskops statt nach oben nach unten,[1] so wird ein helles Mittelfeld an den Außenwänden bemerkbar, das um so regelmäßiger ist, je mehr sich die Gestalt der Innenwand einer gleichmäßigen Kugelkalottenfläche nähert. Meistens ist dies allerdings nicht der Fall; die hellen Felder haben verzerrte Gestalt. Bei genügend kleiner Blende nimmt man in regelmäßigen Lichtkreisen die reellen Spiegelbilder entfernter, charakteristisch konturierter Gegenstände wahr. Wie bei Haberlandt's Linsenversuch ist auch hier die Verschiebung des hellen Feldes, überdies dessen elliptische Verzerrung zu beobachten, wenn die Richtung des einfallenden Lichtes geändert wird. Der Versuch gelingt nur bei Epidermen mit bogig einspringenden Innenwänden, wenn diese ansehnlich verdickt und womöglich überdies kutinisiert sind.

[1] Bekanntlich liegen beim Linsenversuche die Epidermiszellen so, daß sie mit ihren Außenwänden nach dem beleuchtenden Planspiegel, also nach unten schauen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Nach dieser Darlegung halte ich es immerhin als im Bereiche der Möglichkeit gelegen, daß auch in Epidermiszellen mit ebenen Außenwänden und gegen das Assimilationsgewebe bogig vorgewölbten Innenmembranen im Falle ansehnlicher Verdickung der letzteren die den Außenwänden anliegenden Plasmabelege bei der Lichtperzeption mitbeteiligt sind. Die bedeutende Lichtschwächung durch Reflexion und Absorption von Seite sklerenchymatischer Gewebselemente finden wir bei Haberlandt besonders hervorgehoben.[1] Eine wesentlich festere Stütze gewänne die Auffassung dann, wenn wir über die Reizschwelle beim Heliotropismus unter Anwendung höherer Lichtintensitäten eine klare Vorstellung besäßen. Denn wenn auch, wie im allgemeinen angenommen werden kann und wie es der oben mitgeteilte Versuch zeigt, von dickwandigen Membranen viel Licht reflektiert wird, so ist dies Licht doch nur ein Teil des in das Blatt eingedrungenen Gesamtlichtes und es ergibt sich die Frage, ob das Plasma der Außenwand das Plus an Licht im Reflexionsfelde zu empfinden vermag. Da wir nun nicht einmal über die eben noch eine heliotropische Bewegung herbeiführende Differenz antagonistisch wirkender höherer Lichtintensitäten eine feste Vorstellung besitzen,[2] so entzieht sich die aufgeworfene Frage[3] unserer Beurteilung.

---

[1] Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 37 und 38.

[2] Vergl. diesbezüglich Jost, Vorlesungen, p. 584 und 585.

[3] Eine ähnliche Frage ließe sich auch betreffs der Beleuchtungsdifferenzen auf den von parallelen Lichtstrahlen getroffenen bogig gewölbten Außen- und Innenmembranen stellen mit dem Unterschiede, daß wir es hier nur mit gleichsinnigem Lichte zu tun haben. Wenn auch die Randpartien solcher Wände infolge schiefen Lichteinfalles in der Tat schwächer beleuchtet sind als das Mittelfeld, so kommt diese Intensitätsdifferenz keinesfalls den Beleuchtungsdifferenzen gleich, wie sie durch die Strahlensammlung bogig vorgewölbter Außenmembranen oder linsenartiger Einrichtungen hervorgerufen werden; es kann immerhin bezweifelt werden, ob jene Differenz genügt, um im Plasma Veränderungen hervorzurufen. Ein direkter Beweis hiefür, wie ihn Haberlandt für die Auffassung der oberseitig papillösen Epidermis als Sinnesepithel durch Ausschaltung der Linsenfunktion derselben erbracht hat, ist bei Epidermen mit ebener Außenwand kaum denkbar und deswegen werden wir uns wohl hier mit Analogieschlüssen begnügen müssen. Endlich ist zu bemerken, daß auch

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Unter der derbwandigen Epidermis ist bei *Magnolia sphenocarpa*, wie bei vielen anderen Magnoliaceen,[1] in der Umgebung der Gefäßbündel ein einschichtiges Hypoderm entwickelt. Wie aus Fig. 2, Taf. I, hervorgeht, springen die Innenwände auch dieses Gewebes in die Assimilationsschichte ein. Hier werden, wie schon Haberlandt bemerkt hat, ebenfalls Beleuchtungsdifferenzen erzeugt, die von den anliegenden Plasmahäuten perzipiert werden könnten. Ob das durch die verdickten Wände der Epidermiszellen bedeutend geschwächte Licht in diesem Falle noch reizauslösend wirken kann, bleibt fraglich.

3. Die Beleuchtungsverhältnisse an der Grenze zwischen oberseitigem Wassergewebe und Assimilationsschichte in einzelnen Laubblattspreiten.

»Wenn unter der glatten Epidermis ein Wassergewebe vorhanden ist,« schreibt Haberlandt,[2] »dann sind in der Regel die innersten Wassergewebszellen, die an das Assimilationsgewebe grenzen, mit vorgewölbten Innenwänden versehen und ermöglichen so eine ungleiche Intensitätsverteilung des Lichtes.« Als Beispiele hiefür folgen *Ficus elastica*, *F. nitida*, *Urostigma venenosum*. In der Tat fand auch ich die Wassergewebszellen stets in das Assimilationsgewebe einspringend; überdies tritt aber an der Grenze zwischen Wasser- und Assimilationsgewebe in einzelnen Fällen noch ein weiterer Umstand

---

heliotropische Experimente über die Reizschwelle bei antagonistisch wirkenden hohen und ungleichen Lichtintensitäten uns vielleicht nicht viel in dieser Frage werden sagen können. Denn das Kriterium für die erfolgte Reizung ist nach unseren jetzigen Erkenntnissen doch immer nur die Bewegung, das letzte Glied der Kette. Zustands- oder stoffliche Änderungen, die früheren Gliedern der heliotropischen Reizkette entsprechen, treten gewiß oft ein, ohne daß eine Bewegung erfolgt, und gerade auf diese Änderungen kommt es in unserem Falle an. Wie weit sich etwa Czapek's Methoden über die Bestimmung der durch tropistische Reizungen veränderten fermentativen Verhältnisse auf diese Fälle anwenden und für diese Fälle verfeinern ließen, ist heute schwer zu sagen.

[1] Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, Enke, 1899, p. 32.

[2] Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 46.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

hinzu, der eine ungleichmäßige Beleuchtung der assimilierenden Zellen, diese in ihrer Gesamtheit betrachtet, verursachen muß.

Macht man durch Blätter, die durch den Besitz eines oberseitigen Wassergewebes ausgezeichnet sind, nach verschiedenen Richtungen Querschnitte von der Länge einiger Zentimeter und beobachtet dieselben unter dem Mikroskope mit schwachen Suchersystemen oder unter einer stärker vergrößernden Präparierlupe, so gewahrt man, daß die Grenzlinie zwischen den Wassergewebs- und den assimilierenden Zellen nicht einer Geraden entspricht, sondern eine gleichmäßige Wellenlinie ist, bei welcher Berg und Tal bald stärker, bald schwächer ausgeprägt erscheinen. Da Querschnitte nach verschiedenen Richtungen dasselbe Bild zeigen, so ergibt sich, daß die Grenzfläche zwischen Wasserspeicher- und Assimilationsgewebe nicht eine Ebene oder nahezu eben ist, sondern daß diese Fläche vielmehr eine große Zahl von bald dichter, bald weniger dicht nebeneinander liegenden Gruben besitzt, etwa so wie eine blatternarbige Haut. Es ist nun einleuchtend, daß bei senkrechtem Lichteinfalle sowohl die inneren Plasmahäute der Wasserzellen aus der tiefsten Schichte als auch die äußeren Plasmabelege der darunter liegenden Chlorophyllzellen auf den »Bergen« und auf den Mittelfeldern der »Täler« viel intensiver beleuchtet sein werden als die entsprechenden Plasmabelege der an den geneigten Stellen der Grenzfläche liegenden Zellen. Jede Änderung des Lichteinfalls muß diese Lichtverteilung zerstören: Bei schiefem Lichteinfalle sind die Zellen der dem Lichte zugekehrten »Lehnen« intensiver beleuchtet als Berg und Tal. Geradeso wie in der einzelnen Zelle mit bogig vorgewölbter Innenwand die Verschiebung der Beleuchtungsintensität auf derselben als heliotropische Reizung aufgefaßt wird, kann in unserem Falle diese Verschiebung auf der grubigen Grenzfläche der beiden in Betracht kommenden Gewebe als Reizursache gedeutet werden, wobei die Plasmabelege der beteiligten Zellen in gewissem Sinne eine physiologische Einheit darstellen. Damit ist aber auch eine Erklärung für die anatomische Tatsache, die mir schon früher öfter aufgefallen war, gefunden: Die grubige Beschaffenheit der Grenzfläche steht im Dienste der Lichtperzeption. Anschließend will

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ich für das Erwähnte zwei Beispiele anführen; zunächst sei jedoch bemerkt, daß sich die wellenförmige Grenzlinie schon vielfach in Blattquerschnittsabbildungen da und dort in der Literatur vorfindet, selbstverständlich ohne Bemerkung über deren eventuelle Bedeutung.

Die in Java heimische Araliacee *Heptapleurum lucidum* Miq. = *Schefflera rigida* (Seem.) Harms. zeichnet sich durch kolossale Blätter aus, an welchen dreierlei Gelenkverdickungen auftreten. Zunächst fällt am Grunde des nahezu meterlangen (80 bis 90 *cm*) Blattstieles eine mächtige Verdickung auf, deren Durchmesser mehr als das Dreifache des Blattstieldurchmessers beträgt (3 bis 3·5*cm* gegen 0·7 bis 1*cm*). Auf Taf. II ist dieselbe in Fig. 23*a* abgebildet (*n* sind die ligula-artig entwickelten Nebenblätter).[1] Am Ende des Blattstieles befindet sich, wie aus Fig. 23*b* der gleichen Tafel ersichtlich, ein 2 *cm* langes zweites Gelenk, welches die 26 bis 28 *cm* langen, strahlenförmig auseinander gehenden Teilblätter trägt. Aus derselben Figur geht hervor, daß überdies die Stiele der Teilblätter an ihrem Grunde gelenkartig verdickt sind. Es ergibt sich schon bei bloßer Betrachtung des Objekts, daß durch diese Einrichtungen nicht nur das Blatt als Ganzes, sondern auch das gesamte Rad der Teilblätter und endlich jedes Teilblatt für sich beweglich ist. Insbesondere wird durch die Bewegung in den Stielgelenken der Teilblätter die für uns in Betracht kommende feinere Einstellung in die günstigste Lichtrichtung bewerkstelligt. Da sich nun aber diese Gelenke, wie das Objekt zeigt, zum größten Teil gegenseitig beschatten, halte ich es als zweifellos, daß die zur feineren Einstellung nötige Bewegung nur durch Reizung der Lamina ausgelöst wird.

Am Querschnitte derselben, der in seiner oberen Hälfte in Fig. 7*a* schematisch wiedergegeben ist, bemerken wir die wellenförmige Grenzlinie zwischen dem beiläufig 0·1 *mm* mächtigen vierschichtigen Hypoderm[2] und dem Assimilations-

[1] Vergl. Harms' Bearbeitung der Araliaceen in Engler und Prantl, »Natürliche Pflanzenfamilien«, III. Bd., 8, p. 36.

[2] Nach den Untersuchungen Bachmann's findet sich in der Familie der Araliaceen Hypoderm in verschiedenster Ausbildung (vergl. Solereder, a. a. O., p. 483).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gewebe; Fig. 7*b*, die das Wassergewebe in einem »Tale« illustriert, zeigt uns, daß die Zellen der tiefsten Schichte jenes nach innen vorgewölbt sind. Die Gestalt der Epidermiszellen ist für jede Beleuchtungsdifferenzierung untauglich.

Noch viel tiefere und größere Gruben zeigt die Grenzfläche zwischen Wasserzellen und Assimilationsgewebe in den Blättern eines von Prof. Heinricher in Pasir Datar auf Java gesammelten, nicht näher bestimmten *Cissus*, der sich durch eigentümliche Speicherknollen an den Luftwurzeln auszeichnet. Wie in der Familie der Ampelidaceen überhaupt häufig, finden

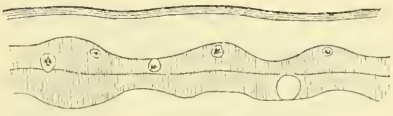


Fig. 7*a*. Vergr. 29.

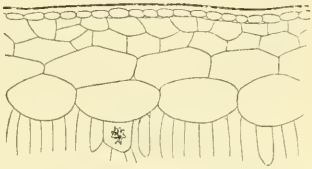


Fig. 7*b*. Vergr. 187.

wir auch bei diesem *Cissus* Sproß und insbesondere Blatt sukkulent. Fig. 15 auf Taf. I zeigt uns, daß der Blattstiel der Pflanze auffallend gelenkig verdickt ist, überdies sind im Bereiche desselben starke Krümmungen im Bilde festgehalten. Aus dem Blattquerschnitte in Textfig. 8 ist zunächst zu sehen, daß hier ein eigentliches Wassergewebe nicht existiert, sondern daß die auffällig großen Epidermiszellen dieses ersetzen.

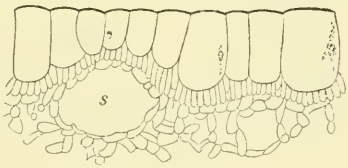


Fig. 8. Vergr. 62.

Die nach außen mäßig, nach innen etwas stärker vorgewölbten Epidermiszellen haben über den höchsten Punkten des darunter liegenden Assimilationsbandes eine Höhe von 0·08 *mm*, über den tiefsten Punkten desselben aber erreichen sie die ansehnliche Höhe von 0·24 *mm*. Wie wir sehen, sind die Gruben hier von bedeutender Tiefe, die Differenzierung in der Beleuchtungsintensität demgemäß eine noch vollkommenere als beim ersten Beispiele. Es sei noch beigefügt, daß die Erhebungen im Assimilationsgewebe hier an die Ausbildung mächtiger Schleimzellen (in der Fig. *s*) gebunden sind, welche nach

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Blenk's Untersuchungen[1] nicht nur bei *Cissus*-Arten, sondern auch bei vielen anderen Ampelidaceen im Mesophyll auftreten und wahrscheinlich mit einem Inhaltsschleime gefüllt sind.

Nach diesen Erörterungen, die sich mit allgemeinen Fragen beschäftigen, wie sie während der Untersuchung meines Materials aufgetaucht sind, gehe ich nunmehr zur Besprechung der Befunde bei den einzelnen Untersuchungsobjekten über und gruppiere dieselben hiebei dem Plane der Arbeit entsprechend nach der Ausbildung ihrer Gelenke, beziehungsweise der gelenkartigen Verdickungen ihrer Blattstiele.

A. Am Grunde des Blattstieles oder an einer anderen Stelle desselben befindet sich eine gelenkartige Verdickung oder ein deutlich abgesetztes Gelenk.

1. **Magnoliaceae.** Über die Einrichtungen zur Erzielung von Beleuchtungsdifferenzen an den Plasmabelegen der dickwandigen Epidermiszellen im derben, ledrigen Blatte von *Magnolia sphenocarpa* Hook. wurde schon auf p. 692 ff. berichtet (vergl. überdies Taf. I, Fig. 1, 2, 3). Die ebenfalls in den Himalayagegenden heimische *Talauma Hodgsoni* Hookf. et Thom. zeichnet sich durch etwas zartere Blätter aus. Wie aus Fig. 4 auf Taf. I ersichtlich, ist die gelenkige Verdickung am Grunde des Blattstieles hier viel besser ausgeprägt als bei *Magnolia*; insbesondere ist sie weit länger. Der Linsenversuch mit der Blattoberseite ergibt sehr lichtstarke Beleuchtungskreise an den Innenwänden der Epidermiszellen. Dieselben werden, wie die Fig. 5 auf Taf. I zeigt, durch die bogig vorgewölbten Außenmembranen erzeugt, welche mit ihrer im Mittelpunkte der Zelle 4·5 bis 5 μ starken Verdickung überdies als konkavkonvexe Sammellinsen fungieren. Es sei noch bemerkt, daß die im Blatte der Magnoliaceen häufigen Sekretbehälter[2] bei beiden untersuchten Typen vorgefunden wurden. An eine eventuelle Beteiligung derselben bei der Herstellung von reizauslösenden Beleuchtungsverhältnissen, wie solche von Haberlandt für subepidermale Sekretzellen angenommen

[1] Vergl. Solereder, a. a. O., p. 252.

[2] Vergl. Solereder, Systematische Anatomie, p. 33.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wird,[1] kann hier nicht gedacht werden, da diese Zellen stets innerhalb des Assimilationsgewebes, zumeist sogar an der Grenze zwischen Palisaden und Schwammgewebe ausgebildet sind.

Wollte man schließlich die zwei untersuchten Typen der Magnoliaceen rücksichtlich der Ausbildung ihres Bewegungsorgans und ihres optischen Apparates vergleichen, so könnte immerhin festgestellt werden, daß dem kräftigeren Gelenke bei *Talauma* auch der bessere Apparat zur Lichtverteilung in der Blattoberseite entspricht. So bemerkenswert diese Übereinstimmung bei allgemeinem Zutreffen auch wäre, so ist doch klar, daß auf Grund eines Falles kein weiterer Schluß erlaubt ist.

2. Die Blätter des durch seine als Delikatesse geschätzten Früchte bekannten Zibetbaumes, *Durio zibethinus* Murr. aus der Familie der **Bombacaceen,** haben einen Blattstiel, der mit etwas verbreiterter Basis an dem Sprosse sitzt. Die gelenkige Verdickung des Stieles beginnt beiläufig in dessen Mitte, ist hier auch am stärksten und verläuft von hier an Stärke abnehmend bis zum Spreitengrunde (Fig. 6, Taf. I). Für die Herstellung von Beleuchtungsdifferenzen kommen in der oberen Hälfte des Blattes nur die von Radlkofer[2] beschriebenen, bis zu 82 μ tief in das Innere des Blattes einspringenden, flaschenförmigen Epidermiszellen in Betracht, deren Innenmembranen zu mächtigen Schleimmassen umgewandelt sind. Beobachtet man, wie kräftig die Innengrenze dieser Schleimpropfen gegen das Assimilationsgewebe vorgewölbt ist, so erhellt daraus sofort, daß die an den anliegenden Plasmahäuten der Palisaden hervorgerufenen Lichtintensitätsdifferenzen auch dann bedeutend sein müssen, wenn das Brechungsvermögen des Schleimpropfens, wie das wahrscheinlich meistens der Fall, nicht merklich von dem des Wassers verschieden ist, derselbe mithin wenig lichtkonzentrierend wirken kann. Die übrigen Epidermiszellen zeigen keine besondere Einrichtung; auch das stellenweise entwickelte Hypoderm mit schwach bogigen Innenwänden braucht kaum in Erwägung gezogen

[1] Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 115 bis 117.
[2] Vergl. Solereder, Systematische Anatomie, p. 167.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zu werden, wenn man bedenkt, daß die mächtigen Flaschenzellen äußerst dicht auf der ganzen Blattoberseite verteilt sind.

3. **Dipterocarpaceae.** Die aus dieser Familie untersuchten zwei Typen *Dryobalanops aromatica* Gärtn. und *Shorea stenoptera* Burck. weisen in allem so ähnliche Verhältnisse auf, daß sie füglich gemeinsam besprochen werden können. Nur die Dimensionen des Blattes und seiner Gewebselemente sind bei *Shorea* bedeutendere als bei *Dryobalanops*. Die gelenkartige Verdickung des Blattstieles[1] entspricht in beiden Fällen den Verhältnissen, die wir bei *Durio zibethinus* kennen gelernt haben. Auch hier setzt das Polster beiläufig in der Mitte des Stieles ein und verläuft, sich etwas verjüngend bis zum Blattgrunde. Die Epidermis der Blattoberseite ist für *Dryobalanops* schon von Heim[2] als »palisadenähnlich« bezeichnet worden; dasselbe kann auch für *Shorea* bemerkt werden. Auf dem Flächenbilde fällt die Kleinheit der Epidermiszellen auf, der Querschnitt zeigt, daß die Höhe derselben eine bedeutende. Bei *Shorea* mißt der Zellendurchmesser in tangentaler Richtung 12 μ, die Höhe der Zellen dagegen bis zu 42 μ. Nicht selten sind die Epidermiszellen gegen das Blattinnere etwas verbreitert, so daß sie statt der gewöhnlichen prismatischen Gestalt die Form eines steilen Pyramidenstutzes erhalten. Die Außenmembranen sind nahezu eben, nur die über den Blattnerven liegenden Epidermiszellen haben etwas nach außen gebogene Wände. Die Verdickung der Außenwand hat die Gestalt einer plankonkaven oder konvexkonkaven Linse, so daß durch sie Lichtzerstreuung bewirkt wird. Die Epidermisinnenwände sind gleichfalls nahezu eben. Aus all dem geht hervor, daß durch die Gestaltung der Epidermiszellen in keiner Weise Beleuchtungsdifferenzen auf den Plasmahäuten erzeugt werden können. Der Linsenversuch bestätigt dies. Fügt man hinzu, daß sich auch unterhalb der Epidermis keinerlei irgendwie lichtkonzen-

---

[1] Diese Verdickung findet sich auch bei Brandi's und Gilg's Bearbeitung der Familie in Engler und Prantl, »Natürliche Pflanzenfamilien«, Bd. III., 6, p. 245, erwähnt; auch waren die Blattstiele infolge der großen systematischen Bedeutung ihrer Struktur wiederholt Gegenstand eingehender Untersuchungen (vergl. Solereder, Systematische Anatomie, p. 160 bis 162).

[2] Solereder, a. a. O., p. 156.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

trierend wirkende Zellelemente vorfinden, so ergibt sich, daß den Laubblättern der untersuchten zwei Dipterocarpaceen jede Einrichtung zur Herstellung von Lichtintensitätsdifferenzen abgeht. Es muß dahingestellt bleiben, ob die nicht gerade häufig an den Innenwänden der Epidermiszellen auftretenden Schleimpolster hiefür in Betracht kommen. Das könnte jedoch nur dann sein, wenn die Schleimpolster ein bedeutend stärkeres Brechungsvermögen als der Zellsaft besäßen. Darüber eine Vorstellung zu gewinnen, war mir unmöglich, da mir frisches Material nicht zur Verfügung stand. Wurde der Linsenversuch mit dem in Alkohol konservierten Materiale derart ausgeführt, daß Alkohol das Festhalten des Blattflächenschnittes an das Deckgläschen besorgte, so erzeugten die Schleimpropfen allerdings sehr scharfe Lichtkreise; dieselben nahmen jedoch sofort an Schärfe ab, wenn mit einem Pinsel vorsichtig Wasser an den Rand des Schnittes gebracht wurde, welches sich sofort zwischen Schnitt und Glas kapillar fing. Nach beiläufig 10 Sekunden waren die Schleimpolster derart gequollen, daß gar keine Lichtkonzentration mehr bemerkbar wurde. Es ergibt sich nun allerdings die Frage nach dem natürlichen Quellungsgrade des Polsters. Dieser, so will mir scheinen, dürfte kaum ein konstanter sein. Denn teilt man die ziemlich allgemeine Ansicht, daß die Schleimpolster der Epidermiszellen der Wasserspeicherung dienen, so muß infolge dieser Funktion je nach dem Wasserbedürfnisse der Zelle der Wassergehalt des Polsters sich ändern, damit aber auch sein Lichtbrechungsvermögen stets Änderungen unterworfen sein. Darum halte ich die Schleimpropfen im allgemeinen für nicht besonders geeignete Einrichtungen im Dienste der Lichtperzeption; im einzelnen Falle mögen sie es ja immerhin sein.[1] Die Schleimpolster der untersuchten Dipterocarpaceen scheinen mir jedoch schon deshalb nicht in Frage zu kommen, weil ihre Zahl keine bedeutende ist, ebensowenig ihre Größe.

Gerade das Fehlen jeder Einrichtung zur Differenzierung der Lichtintensität an den Plasmahäuten im Laubblatte der

[1] So mißt Haberlandt (Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 97 bis 98) den stark lichtbrechenden Schleimpolstern von *Urvillea ferruginea* in dieser Beziehung Bedeutung zu.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Dipterocarpaceen ist nun für die Richtigkeit des Gedankens, daß solche Einrichtungen im Dienste der Lichtreizperzeption stehen, von nicht unwesentlicher Bedeutung. Aus allem, was wir über die natürlichen Standortsverhältnisse dieser stattlichen Bäume wissen, nicht minder aus der Gestalt des Blattes scheint mir hervorzugehen, daß das Laubwerk der Dipterocarpaceen sich nur in seltenen Fällen nach dem diffusen Lichte wird zu richten haben. Die optischen Einrichtungen an der Blattoberseite haben aber nur für euphotometrische Blätter einen Sinn. Bedenkt man, daß diese Riesen unter den Bäumen des malayischen Archipels sich gewöhnlich hoch über den Wald der anderen Bäume erheben, daß sie auf weite Strecken hin reine Bestände bilden, so kann man sich wohl leicht eine Vorstellung von der Lichtfülle machen, die ihren häufig erst in einer Höhe von 40 *m* beginnenden Kronen zur Verfügung steht. Ich denke, daß die langen, spitz zulaufenden Blätter sich in der Mehrzahl der Fälle durch entsprechende Stellung vor dem Schaden der direkten Bestrahlung werden schützen müssen, während eine Einstellung in die günstigste Lichtrichtung, wie sie für das euphotometrische Blatt charakteristisch ist, nur selten notwendig erscheint. Die weitgehende Anpassung des Laubes von *Dryobalanops* an hohe Lichtintensitäten geht aus der von Wiesner gegebenen Schilderung der Blatt- und Sproßentwicklung bei dieser Pflanze hervor.[1]

4. Eine auffallende, scharf abgesetzte Gelenkverdickung zeigt das Blatt der Guttapercha liefernden **Sapotacee** *Palaquium Treubii* Burck. Die derbledrigen, unterseits behaarten Blätter dieses vorzüglich auf der Insel Banka heimischen Baumes sind langgestielt. Über zwei Drittel des Stieles nimmt, wie aus Fig. 7, Taf. I, ersichtlich, das 2·2 *cm* lange Gelenk ein, das fast doppelt so dick als der übrige Teil des Blattstieles ist. Die sehr feste gelenkige Verdickung weist an der ganzen Oberfläche eine große Zahl von Lentizellen auf. Die anatomische Untersuchung der Lamina ergibt zunächst, daß die Epidermiszellen in keiner Weise lichtkonzentrierend wirken können. Wie

[1] Wiesner, Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg, I und II, p. 30.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 8, Taf. I, zeigt, sind ihre ziemlich derben Membranen weder an der Außenseite noch an der Innenseite irgendwie gebogen, auch an der Form der Membranverdickung ist keinerlei Einrichtung zur Strahlensammlung bemerkbar. Wie bei vielen Sapotaceen[1] ist auch hier ein sehr gleichmäßiges Hypoderm entwickelt. Die Zellen dieses sind, wie aus der angegebenen Figur hervorgeht, sehr schön bogig gegen das Assimilationsgewebe vorgewölbt und es ist außer Zweifel, daß schon dadurch an den anliegenden Plasmahäuten der Palisadenzellen und an den Plasmabelegen der Innenwände der Hypodermzellen Beleuchtungsdifferenzen entstehen müssen, die sich mit der Änderung der Lichtrichtung ebenfalls ändern. Es kommt nun aber noch ein weiterer Umstand hinzu. Beim Linsenversuche ist zu beobachten, daß jede Hypodermzelle bei Hebung des Tubus ein ziemlich regelmäßiges helles Lichtfeld zeigt. Dasselbe kommt dadurch zu stande, daß die Hypodermzellen infolge ihres großen Gerbstoffgehaltes[2] als bikonvexe Sammellinsen fungieren. Es sind zwar mit Ausschluß des größten Teiles der Epidermiszellen fast alle Gewebe des Blattes, wie die üblichen Gerbstoffreaktionen gezeigt haben, reich an diesen Inhaltskörpern, doch scheinen mir in dieser Beziehung die Hypodermzellen alle anderen zu übertreffen. Schon bei Beobachtung der Organschnitte in Wasser fiel mir in jeder Hypodermzelle die in der Figur gezeichnete Blase auf, deren Grenzkontur ebenso scharf war wie die Konturen der im Mesophyll auftretenden zahlreichen Ölmassen. Freilich konnte ich mangels frischen Materials nicht entscheiden, ob die Gestalt dieser Blasen eine natürliche ist, wie sie den Gerbstoffvakuolen zukommt, welche von Klercker[3] bei einigen Phanerogamen gefunden und studiert worden, oder aber ob diese Gebilde bloß durch die mit der Alkoholkonservierung verbundene Kontraktion des Plasmaschlauches entstanden sind. Sei dem jedoch, wie ihm wolle,

[1] Solereder, System. Anatomie, p. 579.

[2] Über die Bedeutung des Gerbstoffgehaltes der Zellen für die Lichtkonzentration; vergl. Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 57 und 117 bis 118.

[3] Klercker, Studien über die Gerbstoffvakuolen; Tübinger Inauguraldissertation 1888; zitiert nach Zimmermann.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

auf Grund der Reaktionen, unter denen ich besonders die sich prompt einstellende Bläuung auf Behandlung mit der offizinellen Tinct. ferri acetici hervorheben will, steht fest, daß die Hypodermzellen sehr gerbstoffreich sind und daß sie daher unter Mitberücksichtigung ihrer Gestalt als wirksame Sammellinsen fungieren müssen.

B. Der ganze Blattstiel ist gelenkig verdickt.

1. Eine nicht näher bestimmte Art der als Baum oder Strauch wachsenden Gattung *Trema* aus der Familie der **Ulmaceen** trägt längliche, spitz zulaufende Blätter, welche einen auffallend verdickten Battstiel besitzen. Aus der nach dem konservierten Materiale gezeichneten Fig. 9, Taf. I, geht hervor, daß durch die Tätigkeit dieses Stieles bedeutende Lagenveränderungen der Spreite herbeigeführt werden können. Der anatomischen Untersuchung des Blattes, nicht minder der Herstellung für den Linsenversuch brauchbarer Flächenschnitte setzen sich infolge des außerordentlich reichen Kieselgehaltes sämtlicher Membranen große Schwierigkeiten in den Weg. Das im Alkohol konservierte Blatt ist spröde wie Glas. Zunächst fallen dem Beobachter in der Oberseite des Blattes die mächtigen Zystolithen auf, durch welche viele Vertreter der Familie ausgezeichnet sind.[1] An eine optische Wirkung derselben, die im Dienste der Lichtperzeption stünde, ist kaum zu denken. Der gewaltige traubige Kalkkörper wirkt in höchst ungesetzmäßiger Weise lichtzerstreuend; dadurch wird eine eventuelle Differenzierung der Beleuchtungsintensität an den Plasmabelegen der tief in das Assimilationsgewebe einspringenden Zyste oder der darunter befindlichen grünen Zellen unmöglich. Hingegen weisen die zwischen den Zystolithenzellen gelegenen gewöhnlichen Epidermiszellen eine Gestalt auf, die bei senkrechtem Einfalle eine sehr gute Lichtkonzentration im Zentrum der Innenwände hervorruft. Wie Fig. 10, Taf. I, zeigt, sind sowohl Innen- als Außenmembranen gewölbt. Die ansehnliche Verdickung der Außenmembran ist allerdings nahezu konzentrisch, doch wird die dadurch notwendige Beeinträchtigung

[1] Solereder, System. Anatomie, p. 863 bis 864.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der Strahlenkonvergenz keine große sein, weil das Brechungsvermögen dieser Membranverdickung mit dem reichen Gehalte an Kieselsäure niemals die hohen Werte erreicht, die wir für dicke, vollständig kutinisierte Membranen charakterisiert haben. Das geringere Brechungsvermögen geht schon aus dem Vergleiche bei gleichzeitiger Beobachtung eines *Trema*- und etwa eines *Faradaya*-Blattquerschnittes in Wasser ohne weiteres hervor.

2. **Anonaceae.** Die dieser durch eine Reihe von Spreizklimmern, Zweig- und Hakenkletterern ausgezeichneten Familie angehörigen Typen, der Baum *Polyalthia suberosa* B. et H. und der Hakenklimmer *Artabotrys suaveolens* Blum. haben Blätter, deren Stiele in der aus Fig. 11, Taf. I, ersichtlichen Weise gelenkig verdickt sind. Die Verbreiterung ist an der Ansatzstelle des Stieles am kräftigsten, gegen den Blattgrund verjüngt sich der Stiel etwas. Die Untersuchung der derbledrigen länglichen Blätter, deren äußere Gestalt bei beiden Gattungen ziemlich ähnlich ist, ergab jedesmal Einrichtungen, die eine gesetzmäßige Verteilung des Lichtes und eine regelmäßige Änderung derselben bedingen. Bei *Artabotrys* sind die Epidermisaußenwände zwar ganz eben, die Innenwände sehr vieler Zellen springen aber wie Flächen eines Pyramidenstutzes gegen das Mesophyll ein (Fig. 12 *b*, Taf. I). Dazu kommt noch eine weitere Einrichtung, die mutmaßlich noch viel besser gesetzmäßige Lichtkontraste bewirkt; die für die Familie charakteristischen kugel- oder linsenförmigen Sekretzellen,[1] als deren Inhalt ich ein ätherisches Öl annehmen zu können glaube, sind hier besonders häufig und knapp unter der Epidermis entwickelt; sie müssen an den Plasmabelegen bedeutende Lichtkonzentrationen hervorrufen (*s* in Fig. 12 *a*, Taf. I). Im Gegensatze finden wir bei *Polyalthia* die Sekretzellen niemals subepidermal, sondern zum größten Teil innerhalb des Schwammparenchyms ausgebildet. Diese vom Standpunkte der Lichtperzeption jedenfalls unzweckmäßige Verteilung kann hier vielleicht nicht so ganz als Nachteil aufgefaßt werden, denn es sind dafür die Epidermiszellen zweckmäßiger ein-

[1] Solereder, System. Anatomie, p. 41.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gerichtet. Fig. 13, Taf. I, zeigt nicht nur, daß die Innenmembranen viel regelmäßiger und kräftiger gegen das Assimilationsgewebe vorgewölbt sind als bei *Artabotrys*, sondern überdies eine, wenn auch schwache Vorwölbung der Außenwände. Durch den Linsenversuch kann man sich leicht von der lichtkonzentrierenden Wirkung der Außenmembranen überzeugen.[1]

3. Ein in Ostindien heimisches Bäumchen aus der Familie der **Euphorbiaceen** *Lebidieropsis orbicularis* Müll. (= *Cleistanthus collinus* B. et H. F.) trägt nahezu kreisrunde Blätter, deren Stiele, wie aus Fig. 14, Taf. I, ersichtlich, in ihrer Gänze zylindrisch verdickt sind. Der in Alkohol konservierte Zweig, nach welchem die Zeichnung entworfen, zeigt, daß die Blätter durch Krümmung und Torsion dieses Stieles in vollkommener Weise ihre Lage verändern können. Schon von Rittershausen[2] wurde festgestellt, daß bei einzelnen Euphorbiaceen *(Mallotus, Macranga, Ricinus)* die Epidermis der Blattoberseite subpapillös entwickelt ist. Dasselbe konnte ich bei *Lebidieropsis* beobachten. Da auch die Innenwände sehr stark gegen die Palisaden vorgewölbt sind, so haben die oberseitigen Epidermiszellen die Gestalt nahezu symmetrischer bikonvexer Linsen. Der Linsenversuch lehrt, daß die Lichtkonzentration an den Plasmabelegen der Innenwände eine ausgezeichnete ist. Überdies treten, wie bei den Phyllantheen meistens[3] an den Innenwänden mancher Zellen Schleimpolster auf. Aus dem im früheren Abschnitte mitgeteilten Grunde halte ich jedoch diese Zellen für weniger geeignet, die Lichtperzeption zu vermitteln, als die Epidermiszellen mit unverschleimten Membranen.

4. Über die Art und Weise, wie im Blatte der untersuchten *Cissus*-Art Beleuchtungsdifferenzen hervorgerufen werden,

---

[1] Nach Wiesner's Mitteilung gibt es unter den *Polyalthia*-Arten solche, deren Blätter unter sehr verschiedenen Winkeln (0 bis 180°) die fixe Lichtlage erreichen (z. B. *P. longifolia* B. et H.), und solche, deren Blätter sich nach dem stärksten diffusen Lichte richten (z. B. *P. littoralis* B. et H.). *P. suberosa* ist leider nicht genannt. Nach dem Baue der Blattoberseite könnte sie zum zweiten Typus gehören. (Pflanzenphysiolog. Mitteilungen aus Buitenzorg, I und II, p. 16.)

[2] Vergl. Solereder, System. Anat., p. 837.

[3] Ebenda, p. 836.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wurde schon auf p. 699 berichtet. Vergl. überdies Textfig. 8 und Fig. 15, Taf. I.

5. **Loganiaceae.** Die Blattstiele der untersuchten Typen sind annähernd ebenso verdickt, wie es oben für die Vertreter der Anonaceen beschrieben wurde. Zunächst seien die Verhältnisse im Laubblatte einer nicht näher bestimmten Art der zumeist als Kletterstrauch wachsenden Gattung *Strychnos* mitgeteilt. Aus dem, was Schenck über die Art der Verzweigung und die Blattstellung von *Strychnos triplinerva* Mart. schreibt,[1] scheint mir hervorzugehen, daß die Blätter dieser Pflanzen in hohem Maße lichtempfindlich sind. Wie große Fiederblätter nehmen sich die stets in einer Ebene verzweigten Langtriebe aus. Die Blätter stellen sich durch Drehung ihrer Blattstiele fast immer in die Verzweigungsebene. Schenck betrachtet diese Blatt- und Zweigstellung vom Standpunkte der Zweckmäßigkeit für das Klettern, weil dadurch, zumal bei übergeneigten Langtrieben, die Kletterhaken alle gegen die Stützen gerichtet werden. Ich glaube aus der geschilderten gesetzmäßigen Blattdrehung sicher annehmen zu können, daß die Spreiten der kletternden *Strychnos* in hohem Maße lichtempfindlich sind. Und in der Tat ist an meinem Exemplare die Epidermis vorzüglich für die Herstellung von Beleuchtungsdifferenzen an den Plasmabelegen ihrer Zellen eingerichtet. Wie in Fig. 16, Taf. I, ersichtlich, zeigt die nach außen gewölbte Membran zunächst eine durch zwei konzentrische Kugelflächen begrenzte derbe Kutikula, deren zwar gut ausgeprägte, aber nicht sehr kräftige Falten die optische Wirkung nicht nennenswert beeinträchtigen. An diese auf Grund ihrer Gestalt lichtzerstreuend wirkende Kutikula schließt sich aber eine bis zu 9 μ dicke Schichte, die nach den Reaktionen aus reiner Zellulose besteht. Dieselbe hat, wie die Figur zeigt, annähernd die Gestalt einer plankonvexen Linse und sammelt, wie der Linsenversuch bestätigt, infolge ihres bedeutenden Brechungsexponenten das Licht in ausgezeichneter Weise. Überdies sind die Innenmembranen der Zellen gegen das Assimilationsgewebe stark vorgewölbt.

---

1 Schenck, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, I (Bot. Mitteil. aus den Tropen, H. IV, Jena, Fischer, 1892), p. 226 bis 227.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ganz andere Einrichtungen finden wir in den Blättern einer nicht näher bestimmten *Fagraea*. Diese häufig epiphytisch[1] lebende Loganiacee erinnert mit ihren fleischigen, saftreichen Blättern sehr an *Hoya*. Die Außenwände der oberseitigen Epidermiszellen bestehen wiederum aus zwei Schichten, aus einer kutinisierten, stark lichtbrechenden äußeren und aus einer inneren Zelluloseschichte. Während bei *Strychnos*, wie wir soeben erfahren, diese an Mächtigkeit jene weit übertrifft, ist es hier gerade umgekehrt. Die Gestalt der kutinisierten Außenschichte entspricht, wie Fig. 17, Taf. I, zeigt, einer plan- oder konvexkonkaven Linse, welche unter Berücksichtigung des hohen Brechungsvermögens eine bedeutende Lichtzerstreuung verursacht. Zur Paralysierung dieser Wirkung kann die darunter liegende Zelluloseschicht von annähernd plankonvexer Gestalt dienen, jedoch niemals in dem Maße, daß die durch die Außenschicht bewirkte Strahlendivergenz in eine Konvergenz umgewandelt würde. Der Linsenversuch zeigt, daß durch die Epidermiszellen keinerlei Beleuchtungsdifferenzen entstehen. Es ist nun aber, wie in der Figur ersichtlich, unter der Epidermis ein sehr regelmäßiges, großzelliges Hypoderm entwickelt, dessen Innenwände bogig gegen die Palisaden einspringen. An den diesen Wänden anliegenden Plasmabelegen entstehen Beleuchtungsdifferenzen, die immerhin als im Dienste der Lichtperzeption stehend aufgefaßt werden können.

6. Auch die Blätter der im tropischen Amerika heimischen **Solanacee** *Brunfelsia americana* L., die wegen ihrer schönen Blüten nicht selten als Zierstrauch kultiviert wird, zeichnen sich durch Blattstiele aus, die ähnlich wie bei den eben beschriebenen Formen gelenkartig verdickt sind. Die oberseitige Epidermis der elliptischen Blätter eignet sich in bester Weise zur Erzielung gesetzmäßiger Lichtverteilung an den Plasmabelegen ihrer Zellen. Sowohl Außen- als Innenmembranen sind gewölbt, diese mit kleinerem Krümmungsradius als jene. Die verhältnismäßig zarte Außenwand trägt eine durch regelmäßig hervorspringende Falten ausgezeichnete Kutikula, die indes, wie der

[1] A. F. W. Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas; Bot. Mitt. aus den Tropen, Heft II, 1888, p. 18.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Linsenversuch zeigt, die sehr vollkommene Lichtsammlung an den Zellinnenwänden durchaus nicht beeinträchtigt.

C. An der Basis des Blattstieles und an dessen oberem Ende befindet sich ein Gelenk.

Die Blätter, welche durch die in der Aufschrift charakterisierten Bewegungswerkzeuge ausgezeichnet sind, erweisen sich als für unsere Untersuchung in hohem Maße bemerkenswert. Sie gehören durchwegs Kletterpflanzen an, für welche Haberlandt die biologische Bedeutung des Zusammenwirkens von Stiel und Spreite hervorgehoben hat (vergl. p. 680). Das unter dem Spreitengrunde befindliche Gelenk führt die Bewegungen aus, die zur feineren Einstellung der Lamina in die Richtung des stärksten diffusen Lichtes führen; hier müssen sich demnach die charakteristischen Einrichtungen, die als im Dienste der Lichtperzeption stehend aufgefaßt werden, vorfinden, so ihnen diese Bedeutung überhaupt zukommen soll.

1. Aus der Gruppe der **Dioscoreaceae**, deren windende Vertreter sich zumeist im Schatten des Waldes[1] aufhalten, zeigt *Dioscorea Koordersii* Ridl. an ihren Blattstielen die in Fig. 18 auf Taf. I abgebildeten Gelenkverdickungen. Die eben ausgebreitete herzförmige Spreite weist in ihrer Epidermis allerdings die besonders differenzierten Sinneszellen nicht auf, welche Haberlandt bei *Dioscorea quinqueloba* Thunb. beschrieben hat;[2] doch ist die Epidermis so eingerichtet, daß in sehr vielen ihrer Zellen bedeutende Lichtkonzentrationen erfolgen müssen. Das oberseitige Hautgewebe ist zum Teil einschichtig, zum Teil zweischichtig; letzteres kommt dadurch zu stande, daß sehr viele Epidermiszellen durch eine Tangentialwand eine Zweiteilung erfahren haben. Betrachtet man einen Blattflächenschnitt, so sieht man, daß die ungeteilt gebliebenen Oberhautzellen entweder einzeln oder in Gruppen von 2 bis 8 Zellen zwischen den Doppelzellen auf der ganzen Spreite

---

1 Schenck, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, I, p. 9.

2 Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 106, 107; Taf. II, Fig. 18 bis 21.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gleichmäßig verteilt sind. Die Fig. 19 auf Taf. I zeigt, wie sich die ungeteilten Zellen im Flächenschnitte durch größere Helligkeit von den übrigen Epidermiszellen abheben. An dem Blattquerschnitte, Fig. 20 derselben Tafel, wird ersichtlich, daß sich die ungeteilten Zellen dadurch auszeichnen, daß ihre Außenwand in der Regel stärker vorgewölbt ist als die der geteilten. Der Linsenversuch ergibt nun in der Tat für die ungeteilten Zellen eine weit bessere Strahlensammlung an den Innenwänden als für die geteilten Zellen. Bei diesen kommen selbstverständlich nur die an die Palisaden grenzenden Wände in Betracht, da die Teilwände viel zu wenig weit von der Außenwand entfernt sind, um auf Grund der schwachen Vorwölbung derselben irgend welche Beleuchtungsdifferenzen zu zeigen. Weist unsere *Dioscorea* demnach nicht die vollkommene Differenzierung im Hautgewebe auf wie die von Haberlandt untersuchte *D. quinqueloba*, so zeigt uns ihr Verhalten doch, daß bei den Dioscoreen jedenfalls die Anlage zur Differenzierung ihrer oberseitigen Blattepidermis vorhanden ist und es fällt nicht schwer, sowohl hier wie dort diese Differenzierung als Anpassung an die Bedürfnisse der Lichtperzeption zu deuten. Die Anpassung ist zwar bei *D. quinqueloba* mit ihren großen, bedeutend vorgewölbten Ozellen viel weiter gediehen als bei *D. Koordersii*, doch muß auch der Apparat dieser als vollkommen wirksam bezeichnet werden.

2. **Menispermaceae.** Die große Ähnlichkeit der ganz charakteristischen Blattform dieser Familie mit der Form der Dioscoreenblätter und der Blätter anderer Winder finden wir bei Schenck[1] besonders hervorgehoben; die Figuren 21, 22 und 23 auf Taf. I zeigen, daß auch die langen Blattstiele in ganz ähnlicher Weise gelenkig verdickt sind. Die Tatsache, daß der Blattstiel stets in einer Einbuchtung des unteren Spreitenrandes inseriert ist, mithin das hier entwickelte Gelenk sich größtenteils im Schatten der Spreite befinden muß, scheint mir Anhaltspunkt genug, um zu schließen, daß die Lichtperzeption zur feineren Einstellung in die Lichtrichtung durch die Spreite erfolgt.

---

[1] Schenck, a. a. O., p. 14 bis 15.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

In den Spreiten der von Haberlandt[1] untersuchten zwei Typen der Familie, *Anamirta cocculus* und *Cocculus laurifolius*, werden an den Plasmawänden ihrer oberseitigen Epidermiszellen dadurch gesetzmäßige Beleuchtungsdifferenzen hervorgerufen, daß die Innenwände dieser Zellen gegen das Assimilationsgewebe entweder wie Flächen eines Pyramidenstutzes oder bogig einspringen; die Außenwände sind eben. Von der zum Lichteinfalle senkrechten Einstellung der *Anamirta*-Spreiten konnte ich mich selbst an dem im Warmhause unseres botanischen Gartens kultivierten Exemplare überzeugen; daß sich *Cocculus laurifolius* und andere Menispermaceen ebenso verhalten, geht aus Wiesner's[2] Mitteilungen hervor.

Als erstes Objekt sei die durch besondere Lentizellenbildung ausgezeichnete *Tinospora crispa* Miers. erwähnt. Ihre großzellige Epidermis ist durchwegs zartwandig und dient der Wasserspeicherung. In Fig. 24, Taf. I, ist ersichtlich, daß die hohen Zellen (als höchstes Maß konnte ich 48 μ feststellen) nicht nur stark gegen die darunter liegenden schmalen Palisaden einspringen, sondern daß sich auch ihre Außenmembranen bogig vorwölben. Infolge des verhältnismäßig großen Abstandes der Innenwände von den lichtsammelnden Flächen ist der Beleuchtungseffekt im Zentrum der Innenwände ein ausgezeichneter. Die hier und auch sonst häufig in der Epidermis auftretenden Kristalle von Kalkoxalat stören, wie der Linsenversuch bestätigt, die gesetzmäßige Lichtverteilung an den Plasmabelegen durchaus nicht; in vielen Fällen liegen dieselben übrigens dicht den Zellseitenwänden an, demnach größtenteils außerhalb des konvergenten Strahlenbündels.

In bester Weise sorgen die durch ein Gerüstwerk reichverzweigter sklerenchymatischer Elemente[3] ausgesteiften derben Blätter von *Fibraurea chloroleuca* Miers. und *Arcangelisia lemniscata* Becc. für eine entsprechende Lichtverteilung an den Plasmahäuten gewisser Epidermiszellen. Unter der kleinzelligen Oberhaut der erstgenannten Pflanze befindet sich ein eng-

[1] Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 46.

[2] Wiesner, Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg, I, II, p. 15.

[3] Vergl. Solereder, System. Anat., p. 45.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

maschiges subepidermales Netz der schon erwähnten Stereiden. Die über denselben liegenden Epidermiszellen weisen keinerlei Einrichtung zur Herstellung von Beleuchtungsdifferenzen auf; überall dort aber, wo in einer Masche des Netzes die Palisaden direkt an die Epidermis grenzen, sind die Zellen derselben von nahezu kugeliger Gestalt und ermöglichen, wie der Linsenversuch zeigt, Helligkeitsunterschiede an der Grenze zwischen Epidermis und Mesophyll. Es stellen diese Maschen gleichsam Fenster dar, durch welche allein der Lichteintritt in das Blatt ermöglicht wird; denn unter Berücksichtigung der starken Lichtreflexion an verdickten Zellmembranen erscheint es kaum denkbar, daß irgend welches Licht diese »Fensterrahmen« zu durchdringen vermöchte. Das Querschnittsbild, Fig. 27, Taf. I, macht die besprochenen Verhältnisse ersichtlich. Es möge nicht unerwähnt bleiben, daß das subepidermale Spikularnetz der Herstellung für den Linsenversuch geeigneter Blattflächenschnitte Schwierigkeiten in den Weg setzt. Durch etwas größere oberseitige Epidermiszellen ist die Spreite von *Arcangelisia* ausgezeichnet (Zellhöhe bei *Fibraurea* 15 μ, bei *Arcangelisia* 21 μ, Durchmesser im gleichen Verhältnis). Die sklerenchymatischen Elemente des Mesophylls sind bei weitem nicht so zahlreich wie bei *Fibraurea*, insbesondere fehlt das subepidermale Netz, wiewohl einzelne Äste der Stereiden auch knapp unter der Epidermis dahinziehen. Der Gestalt nach erinnern die Epidermiszellen dort, wo sie nicht über Stereiden liegen, an die entsprechenden Zellen von *Anamirta*; nur ist ihre Außenwand etwas vorgewölbt. Eine nennenswerte Lichtsammlung kommt indessen durch diese Vorwölbung nicht zu stande. Zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen, die infolge ihrer Wölbung nach innen immerhin an der Lichtperzeption beteiligt sein können, finden sich aber kleinere Zellen gleichmäßig über die ganze Oberseite der Lamina verteilt, die geradeso wie die Fensterzellen von *Fibraurea* nahezu Kugelgestalt aufweisen. Drei solcher Kugelzellen sind im Flächenbilde, Fig. 25, Taf. I, zu sehen. Der Linsenversuch läßt erkennen, daß an den Innenwänden gerade dieser Zellen sehr scharfe Lichtkreise entstehen, wozu der große Gerbstoffgehalt des Zellsaftes, der übrigens allen Epidermiszellen eigen, wesentlich beiträgt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wohl die kleinsten und derbwandigsten Epidermiszellen aller Menispermaceen dürfte *Coscinium Blumeanum* Miers. (var. *epeltatum* Boerl.) haben. Bei oberflächlicher Betrachtung eines Blattquerschnittes scheint es einem zunächst kaum der Mühe wert, mit dem Flächenschnitte der Blattoberseite den Linsenversuch zu machen. Bei Ausführung desselben werden wir bald eines besseren belehrt: in jeder Zelle erscheint an der Innenwand ein deutlich abgegrenztes helles Mittelfeld, welches sich bei ganz minimaler weiterer Hebung des Tubus zu einem scharfen Blendenbilde konzentriert. Als vorzügliche Sammellinse fungiert hier die in Form einer konkav- oder plankonvexen Linse ausgebildete, vollständig kutinisierte Außenmembran, deren Substanz sich als in hohem Maße lichtbrechend erweist (Fig. 26, Taf. I).

Von einigem Werte sind die Verhältnisse, die uns die zwei folgenden Gattungen aufweisen, und zwar deshalb, weil die erste derselben in ihren Epidermiszellen einen Typus zeigt, der von dem Typus der *Anamirta* hinüberführt zu dem sehr vollkommenen Typus der zweiten. Wie schon erwähnt, zeichnen sich die oberseitigen Epidermiszellen von *Anamirta cocculus* durch ebene Außenwände und durch Innenwände aus, die in das Mesophyll einspringen; die Zellen weisen nach Haberlandt den unvollkommeneren Grad der Anpassung an die Lichtperzeption auf; ähnlich ist es, wie Haberlandt berichtet, bei *Cocculus laurifolius*. Betrachten wir nun das Bild des Blattquerschnittes von *Cocculus Blumei* Boerl., Fig. 28, Taf. I. Zunächst fällt auf, daß, wie bei den eben genannten, von Haberlandt untersuchten Typen auch hier die Innenwände der Epidermiszellen als Flächen eines Pyramidenstutzes in das Mesophyll eindringen. Bei oberflächlicher Betrachtung erscheinen die ansehnlich verdickten Außenwände ohne jede bemerkenswerte Einrichtung. Nun zeigt aber der Linsenversuch, daß durch diese Zellen eine, wenn auch schwache, immerhin aber noch auffallende Strahlensammlung erfolgt. Möglichst dünne und genau senkrecht auf die Bildfläche geführte Querschnitte klären die Sache sofort auf; wie die oben angeführte Figur zeigt, sind die verdickten Außenmembranen durchaus nicht von parallelen, ebenen Flächen begrenzt, sondern haben die Gestalt

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

von flachen, plan- oder bikonvexen Sammellinsen. Betreffs der Deutung derartiger mikroskopischer Bilder ist nun allerdings große Vorsicht am Platze; es weisen buchtige Epidermiszellen, wenn der Querschnitt nahe an den Einbuchtungen vorbeiführt oder diese gar trifft, nicht selten eine ähnliche Erscheinung auf. Durch Messung und Vergleich von Quer- und Flächenansichten einer größeren Zahl von Zellen, durch Verschiebung der Einstellung bei dickeren Schnitten wird man sich im einzelnen Falle jedesmal darüber klar werden, ob man es mit einer tatsächlichen linsenförmigen Verdickung zu tun hat oder nicht. In unserem Falle steht die Sache schon deshalb außer Zweifel, da buchtige Seitenwände in der Epidermis nicht vorkommen.

Es treten demnach im Blatte von *Cocculus Blumei* beide Anpassungsformen an die Lichtperzeption nebeneinander auf; die vollkommere unter denselben, die Strahlensammlung bewirkende, ist allerdings nicht sehr weit gediehen. Bedeutung gewinnt aber der Umstand erst dadurch, daß bei einer anderen, von *Cocculus* nicht fernstehenden Menispermacee, *Albertisia papuana* Becc., der von *Cocculus* zur Erzielung einer Strahlensammlung eingeschlagene Weg zu einem besonderen Grade der Vollkommenheit geführt hat und daß im Zusammenhange damit das bei *Cocculus* bedeutende Einspringen der Epidermisinnenwände hier fast gar nicht oder nur unbedeutend zum Ausdruck kommt. Die Gestalt der Epidermiszellen von *Albertisia* zeigt Fig. 29, Taf. I. Die in Form bikonvexer Linsen verdickten Außenwände messen im Zentrum 10·5, an den Rändern 7·5 μ, gegenüber *Cocculus* mit einer Membranstärke von 6 : 5·5 μ ein gewaltiger Fortschritt. Der Linsenversuch ergibt, daß durch diese Form der Membranverdickung, die schon im ersten der einleitenden Kapitel als sehr zweckmäßig beschrieben wurde, ein sehr lichtkräftiges helles Mittelfeld an den Innenwänden der Epidermiszellen erzielt wird.

Der Vergleich der drei Typen *Anamirta*, *Cocculus* und *Albertisia* dünkt mir für die Auffassung einspringender Epidermisinnenwände als im Dienste der Lichtperzeption stehende Einrichtung von nicht unwesentlicher Bedeutung und man wird trachten müssen, in der Auffindung ähnlicher Übergänge

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

weitere Stützen hiefür zu gewinnen. Das tut aber gerade für diese Einrichtung not, weil an eine direkte Beweisführung, wie ich schon einmal erwähnt habe (vergl. p. 695, Fußnote), kaum zu denken ist.

Es möge zum Schlusse nicht vergessen sein zu bemerken, daß *Albertisia*, die sich durch den vollkommensten Apparat für die Lichtperzeption der Lamina unter allen untersuchten Menispermaceen auszeichnet, auch das kräftigst entwickelte Bewegungwerkzeug im Dienste der Lamina besitzt. Wie ein vergleichender Blick auf die Figuren 21, 22, 23 auf Taf. I lehrt, ist das obere, die Bewegung der Spreite herbeiführende Gelenk bei *Albertisia* (Fig. 23 *b*) am schönsten entwickelt.

3. Über die optischen Einrichtungen im Blatte der **Verbenacee** *Faradaya* sp. und deren Gelenkausbildung wurde schon auf p. 684 ff. gesprochen. Vergl. überdies Fig. 1 und 2 auf Taf. II.

D. Der Blattstiel und die Fiederblattstiele haben Gelenke.

1. *Pircodendron arboreum* Planch., ein auf Jamaika heimischer, großer Baum aus der Familie der **Simarubaceae**, trägt dreiteilige derbe Blätter. Der 7·5 *cm* lange Blattstiel und die 1·5 *cm* langen Stiele der Teilblätter sind auffallend dünn; nur an der jeweiligen Insertionsstelle macht sich sowohl bei diesen als auch bei jenen eine nicht sehr kräftige, gelenkartige Verdickung bemerkbar. Die oberseitige Blattepidermis weist die für die Blätter der Dipterocarpaceen angegebenen Verhältnisse auf, ziemlich hohe prismatische Zellen, deren Tangentialwände weder nach außen noch nach dem Innern des Blattes gewölbt sind. Die Verdickungsform der Außenmembranen ergibt Zerstreuungslinsen, die Innenmembranen sind zum Teil verschleimt. Wenn die Schleimpropfen, deren lichtsammelnde Wirkung für viele Fälle wenigstens schon früher in Frage gestellt wurde, nicht in Betracht kommen, so müssen wir auch hier wieder der Epidermis jede im Dienste der Lichtperzeption stehende Einrichtung absprechen. Diese Tatsache stimmt mit der Gestalt der Blattspreiten aufs beste überein. Wie der Rücken-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schild eines Cheloniers ist die Spreite gewölbt und verrät dadurch die hohe Lichtintensität, die dem schütteren Laubwerke des Baumes zur Verfügung steht; die Blätter von *Picrodendron* sind zweifellos panphotometrisch.[1]

2. Fast ebenso unwirksam in optischer Beziehung ist die oberseitige Blattepidermis einer nicht näher bestimmten Art der zur Familie der **Sapindaceen** gehörigen Gattung *Capura (=Otophora)*. Die mächtige Basalverdickung des Hauptstieles zeigt Fig. 3*a* auf Taf. II; in Fig. 3*b* ist ein Fiederblattstiel gezeichnet, der gleichfalls gelenkig verdickt ist.

Wie Wiesner[2] mitteilt, gehört *Otophora pubescens* Bl. zu jenen Pflanzen, deren Blätter nur unter dem Einflusse des direkten Sonnenlichtes die fixe Lichtlage gewinnen. »Eine dichte Belaubung kommt bei diesem Gewächs nicht vor, da die (gefiederten) Blätter schopfartig am Ende langer, kahler Äste in nur geringer Zahl stehen. Die Fiederblättchen dieses Baumes sind unter einem Winkel von etwa 25 bis 100° nach abwärts geneigt.« Es unterliegt demnach keinem Zweifel, daß die Gelenke hier im Dienste des Schutzes vor ungünstiger Sonnenbestrahlung stehen. Und wenn, wie ich fast sicher annehme, die Verhältnisse, welche Wiesner für *Otophora pubescens* angibt, auch für unsere *Otophora* gelten, welche möglicherweise, da vom gleichen Standorte stammend, mit Wiesner's Beobachtungsobjekt identisch ist, so wird der Mangel jeder optischen Einrichtung in der Epidermis verständlich. Die nahezu isodiametrischen Zellen sind allseitig von fast ebenen Wänden begrenzt, nur hin und wieder erscheint beim Linsenversuche eine schwache Lichtsammlung, die auf eine unbedeutende Vorwölbung der Außenmembranen vereinzelter Epidermiszellen zurückzuführen ist.

3. Die auffallendsten Gelenke fanden sich bei den Vertretern der zumeist kletternden **Connaraceen**. Das mächtige Basalgelenk und die bedeutende Gelenksverdickung der Fiederblatt-

---

[1] Wiesner, Über die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke, p. 6 bis 8.

[2] Wiesner, Pflanzenphysiolog. Mitteilungen aus Buitenzorg, I und II, p. 17.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

stiele eines nicht näher bestimmten *Connarus*, dessen Blätter die stattliche Länge von über einem halben Meter erreichen, zeigt Fig. 4 *a* und 4 *b* auf Taf. II. Die Gelenke der anderen zwei untersuchten Arten, *Connarus ellipticus* King. und *C. diversifolius* (Hort.?) weisen den gleichen Typus auf, nur sind ihre Dimensionen, den geringeren Maßen des Blattes entsprechend, kleiner. Einrichtungen zur Erzielung gesetzmäßiger Beleuchtungsverhältnisse an den Plasmabelegen kommen bei allen drei untersuchten Arten vor, am vollkommensten bei der nicht näher bestimmten großblätterigen Art. Hier verrät schon die chagrinlederartige Oberseite, daß die Zellen der Epidermis gewölbte Außenmembranen besitzen. Die großen, buchtig begrenzten Epidermiszellen erreichen eine Tiefe von 45 μ und zeichnen sich durch außerordentliche Durchsichtigkeit aus. Beim Linsenversuche erscheinen denn auch an den Innenwänden Lichtkreise von hervorragender Schärfe und Helligkeit. Die zwei anderen Arten besitzen den unvollkommeneren Apparat: die Außenwände sind nahezu eben oder nur unbedeutend gewölbt, die Innenmembranen springen jedoch sehr tief in das Assimilationsgewebe ein. In Fig. 5, Taf. II, ist die Innenwand der einspringenden Zelle unverschleimt, in Fig. 6 verschleimt. Ob die ziemlich häufige Verschleimung der Membranen lichtkonzentrierend wirkt, muß unerörtert bleiben.

4. **Leguminosae.** Die Deutung der Befunde in den Spreiten der Leguminosen kann nicht einwandfrei sein, da die zur Genüge bekannten Gelenke der Vertreter dieser Familie in hohem Maße lichtempfindlich sind. Besonders gilt dies für die gerade in unserem Falle maßgebenden oberen Gelenke, wie schon in der Einleitung hervorgehoben. Ob sich die Gelenke in allen Fällen so autonom erweisen wie bei *Phaseolus,* das müssen erst Experimente lehren; immerhin kann solches angenommen werden und das um so mehr, weil diese Gelenke niemals von der Spreite beschattet werden, wie etwa die oberen Blattstielgelenke der unter *C* besprochenen Gewächse, mithin auf sie stets das gleiche Licht fällt wie auf die Spreite, und weil sie in den meisten Fällen von einer zarten, lichtdurchlässigen Rinde umgeben sind.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Es seien zunächst die zwei untersuchten Vertreter der *Caesalpinioideae, Brownea hybrida* (Hort.?) und *Wagatea spicata* Dalz. besprochen. Eine vollkommen sichere optische Einrichtung wurde weder hier noch dort gefunden. Die Fiederblätter von *Brownea hybrida*, von der wir in Schimper's Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage[1] ein gutes Habitusbild nach einer Treub'schen Photographie besitzen, zeichnet sich durch eine außerordentlich kleinzellige, derbe oberseitige Epidermis aus. Ihre isodiametrischen ($d = 15\,\mu$), buchtig ineinander greifenden Zellen können in keinerlei Weise an den Plasmawänden eine gesetzmäßige Lichtverteilung hervorrufen. Besser ist es vielleicht diesbezüglich in den Fiederblättchen der hochkletternden *Wagatea* bestellt; doch kann ich Sicheres nicht aussagen, da es sich hiebei um einen Schleim handelt.

In Solereder's systematischer Anatomie ist bei der Besprechung der Caesalpiniaceen zu lesen:[2] »Nicht sehr verbreitet ist die für die Artcharakteristik wertvolle Verschleimung der Epidermiszellen«; unter den aufgezählten Beispielen wird *Wagatea* nicht erwähnt, auch ist nicht zu ersehen, ob diese Verschleimung in den Außen- oder wie meistens in den Innenwänden auftritt. Es dürfte daher angezeigt sein, die immerhin bemerkenswerte Verschleimung der Blattepidermis von *Wagatea* mitzuteilen. Die buchtig ineinander greifenden Zellen haben durchschnittlich eine Tiefe von 21 μ und sind, die Außenwände ausgenommen, von mäßig dicken Membranen umgeben. Die Außenwände bestehen aus zwei Schichten. Die äußere bis zu 6 μ mächtige Schichte ist vollständig kutinisiert, die sich deutlich abhebende Kutikula zieht über dieselbe nahezu eben hinweg; gegen das Zellinnere wird die Schichte aber durch eine bei Alkoholmaterial stark lichtbrechende Lamelle von der Form einer bikonvexen Linse begrenzt. Bei Wasserzusatz setzt sofort bedeutende Quellung ein und das Endresultat ist das in Fig. 13, Taf. II, festgehaltene Bild. Ich will bemerken, daß die Schleimpolster nicht durchwegs die in der Figur gezeichnete

[1] Jena, Fischer, 1898, p. 356.

[2] P. 321.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

regelmäßige Gestalt aufweisen, vielfach sind sie ganz unregelmäßig konturiert. Wie der Linsenversuch zeigt, würde, falls das Brechungsvermögen des Schleimpropfens unter natürlichen Verhältnissen größer wäre als das des Zellsaftes, durch diese Einrichtung eine herrliche Strahlensammlung erfolgen. Ob das nun in der Tat so ist, muß dahingestellt bleiben. Diese eigenartigen linsenförmigen Schleimpropfen kommen nur der Oberseite zu, die papillös ausgebildeten Zellen der unterseitigen Epidermis weisen Verschleimung nicht auf.

Aus der zu den Papilionaten gehörigen Untergruppe der Phaseoleen kamen vier Typen zur Untersuchung: *Flemingia latifolia* Benth. (=*congesta* Roxb.), der Korallenholzbaum *Erythrina Corallodendron* L., *Erythrina poianthes* Brot. (=*Stenotropis Berteroi* Hassk.) und die hochkletternde, prächtig blühende *Butea frondosa* Wall. (=*superba* Roxb.). Die mächtigen Gelenke, durch welche das große dreizählige Blatt der letztgenannten Pflanze ausgezeichnet ist, finden sich auf Taf. II, Fig. 7*a* und 7*b*, abgebildet. Die oberseitigen Blattepidermen aller dieser Gewächse sind papillös, die Zellen außerordentlich durchsichtig und meist sehr zartwandig. Es ist daher klar, daß beim Linsenversuche an den Innenwänden jedesmal lichtstarke, scharf umgrenzte Flecke genau im Zentrum der einzelnen Zellen zu sehen sind.

Eine gesonderte Besprechung verdient *Alysicarpus bupleurifolius* DC., zu den Hedysareen unter den Papilionaten gehörig. Das infolge langer, gleichmäßig gerichteter Trichome seidig glänzende Blatt ist einfiederig und zeigt sowohl am unteren Ende des Blattstieles als auch am Grunde der länglichen Spreite auffallende Gelenke (Fig. 8*a* und *b*, Taf. II). Jede Epidermiszelle der Blattoberseite trägt nahezu genau im Zentrum einen nach außen vorspringenden Buckel, die Zellen der unterseitigen Epidermis sind papillös. Etwas ähnliches scheint bei den Podalyrieen vorzukommen, von welchen Solereder[1] schreibt: »Den Papillen entsprechend und mit denselben durch Übergänge verbunden sind die von Reinke bei vielen Podalyrieen auf beiden Blattseiten beobachteten Kutikularbuckel, welche

[1] A. a. O., p. 292.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

als massive und rundliche oder kegelförmig gestaltete Vorsprünge der stark verdickten Außenwände in der Mitte der Epidermiszellen hervortreten. Mitunter sind diese Gebilde länger und dann papillen- bis haarartig.«

Die verschiedene Ausbildung der Buckel von *Alysicarpus* bei Epidermiszellen eines und desselben Blattes zeigen die Fig. 9 und 10, Taf. II. Wir sehen, daß das eine Mal das Lumen der Zelle in den Buckel einspringt, das andere Mal der Buckel massiv ist, und daß sich in weiteren Fällen an die verdickte, buckelige Außenwand überdies eine sehr quellungsfähige, deutlich geschichtete Membranlamelle innen anlegt. Fig. 10 zeigt diese Lamelle in stark gequollenem Zustande. Wie aus dem Flächenbilde, Fig. 11, das nach einem Aschenpräparate gezeichnet ist, hervorgeht, sind sämtliche Membranen reichlich verkieselt; auch in der quellungsfähigen Membranschichte ist viel Kieselsäure eingelagert. Der Linsenversuch lehrt nun, daß in jedem Falle, wie immer auch die Außenmembran gestaltet sein mag, an den Plasmabelegen der Innenwände außerordentlich lichtstarke Zentralfelder entstehen. Am vollkommensten erweisen sich die Zellen mit massivem Buckel; bei diesen fällt die Stelle größter Strahlensammlung genau auf die Rückwand.

Der Apparat ließe sich am ehesten mit dem der Schattenform von *Campanula persicifolia* vergleichen. Bekanntlich hat Heinricher[1] bei dieser und anderen *Campanula*-Arten in den Außenwänden der oberseitigen Epidermis verkieselte Membranpropfen entdeckt, die sich, wie Heinricher gezeigt hat, auf Trichome zurückführen lassen. Haberlandt[2] faßt die Pfropfen als im Dienste der Lichtperzeption stehend auf. Bei *Alysicarpus* ist nun allerdings an eine Ableitung von Trichomen nicht zu denken; ein weiterer Unterschied ergibt sich dadurch, daß hier, wie Fig. 12, Taf. II zeigt, auch viele papillöse Zellen der unterseitigen Epidermis am Gipfel der Papille eine linsenförmige, stark verkieselte Membranverdickung aufweisen. Wie man sich

[1] Heinricher, Ein reduziertes Organ bei *Campanula persicifolia* und einigen anderen *Campanula*-Arten; Ber. der Deutschen bot. Ges., Bd. III, 1885, p. 4 bis 13.

[2] Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 70 bis 73, Taf. II, Fig. 1 bis 10.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

durch den Linsenversuch und mit Hilfe einer Konstruktion leicht überzeugen kann, ist aber die Lichtverteilung gerade in solchen Epidermiszellen der Unterseite infolge der Höhe der Papillen an den Plasmabelegen der Innenwände eine ziemlich gleichmäßige.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, daß sämtliche untersuchten Vertreter der Papilionaten optisch in hervorragender Weise eingerichtete Epidermen der Blattoberseiten besitzen. Wie weit diese nun hier tatsächlich im Dienste der Lichtperzeption stehen, läßt sich unter Berücksichtigung der Lichtempfindlichkeit der Gelenke dieser Pflanzen ohne Experiment nicht sagen. Wahrscheinlich ist indes, daß bei aller Autonomie des Gelenkes dennoch eine Beeinflussung seitens der lichtperzipierenden Lamina erfolgen kann, wie das Haberlandt für *Phaseolus* nachgewiesen hat (vergl. p. 678). Für das Fehlen optischer Einrichtungen im Blatte der untersuchten Caesalpinioideen, speziell von *Brownea hybrida*, könnte namhaft gemacht werden, daß ein großer Teil ihrer Blätter direktem Sonnenlichte ausgesetzt ist, was auch in der bekannten Hängestellung der jungen Zweige zum Ausdrucke kommt. Freilich gehört *Brownea* nach Wiesner[1] zu jenen Gewächsen, deren Blätter im Umfange der Krone sich nach dem direkten, im Innern derselben nach dem stärksten diffusen Lichte orientieren; es ist indessen nicht ausgeschlossen, daß für den Fall, als sich *Brownea*-Fiederblattspreiten überhaupt lichtempfindlich zeigen, bei Innenblättern der Krone Einrichtungen zur Strahlensammlung in der Epidermis gefunden werden.[2]

---

[1] Wiesner, Pflanzenphysiolog. Mitteilungen aus Buitenzorg, I und II, p. 16.

[2] Während der Ausarbeitung dieses Aufsatzes erinnerte ich mich der für die Kenntnis formativer Reize wertvollen Arbeit M. Nordhausen's: Über Sonnen- und Schattenblätter (Ber. der Deutsch. bot. Ges., Bd. XXI, 1903, p. 30 bis 45). Dieselbe ist auch für unseren Fall von Interesse. Abgesehen von den übrigen anatomischen Unterschieden der Licht- und Schattenblätter bei der vom Autor vorzüglich zu seinen Versuchen herangezogenen Blutbuche zeigen die Figuren 7 (Querschnitt durch ein Sonnenblatt von natürlichem Standorte) und 8 (Querschnitt durch ein entsprechendes Schattenblatt) auf Taf. IV recht anschaulich, daß die oberseitige Epidermis des Schattenblattes anders gestaltete Zellen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

E. Der Blattstiel trägt an der Basis und am oberen Ende je ein Gelenk, überdies sind die Stiele der Teilblätter gelenkig verdickt.

1. **Dioscorea** *peutaphylla L.* unterscheidet sich von der in Abschnitt *C* besprochenen Art dadurch, daß die Blattspreite in 4 bis 5 Teilblätter aufgelöst ist, deren Stiele, wie Fig. 20 *b*, Taf. II, zeigt, gelenkig verdickt sind. Der Hauptstiel trägt überdies oben und unten (Fig. 20 *a*) kräftige Gelenke. Die oberseitige Blattepidermis ist ein Wassergewebe und eignet sich als solches wie bei der Menispermacee *Tinospora* vortrefflich zur Herstellung gesetzmäßiger Beleuchtungsverhältnisse an den in Betracht kommenden Plasmabelegen. Eine besondere Differenzierung in der oberseitigen Blattepidermis, welche wir bei *D. Koordersii* gefunden und wie sie in auffallender Weise bei der von Haberlandt untersuchten *D. quinqueloba* vorkommt, erscheint bei dieser Art durchaus überflüssig; jede Zelle wirkt in gleich vollkommener Weise lichtsammelnd. Die Figuren 21 und 22 auf Taf. II machen die Gestalt der Epidermiszellen ersichtlich. Bemerkenswert ist ihre Größe; sie erreichen eine Tiefe von 120 μ, das ist beiläufig ein Drittel des Blattquerschnittes. Zur Stützung der hohen Zellen finden wir die Radialkanten, in welchen drei Zellen zusammenstoßen, durch lokale Membranverdickung als Pfeiler ausgebildet; das Flächenbild der Epidermis macht infolgedessen den Eindruck eines Kollenchyms. Möglich, daß sich dieser Aussteifungsapparat auch mit Rücksicht auf das Bedürfnis der Lichtperzeption entwickelt hat: jedenfalls verhindert er größere Schwankungen der Membranwölbung, die sich mit der Änderung des Wassergehaltes in den Zellen einstellen könnte, Schwankungen, die, wie leicht einzusehen, wesentliche Änderungen der Beleuchtungsverhältnisse im Gefolge hätten.

---

besitzt als die oberseitige Epidermis des Sonnenblattes. Die Zellen der Schattenblattepidermis sind nach außen deutlich gewölbt. Im Texte wird aus leicht einzusehendem Grunde davon nichts erwähnt, nur auf die schon von Stahl mitgeteilte größere Zartheit der Schattenblattepidermis wird hingewiesen (p. 32 und p. 37 bis 38).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

2. **Rutaceae.** Über den wirksamen optischen Apparat in den Blättern der kletternden *Paramignya armata* Oliv. wurde schon p. 688 bis 689 gesprochen (vergl. Fig. 14 *a*, 14 *b* und 15, Taf. II). Die in der Familie sehr verbreiteten inneren Sekretbehälter,[1] die vielleicht manchmal infolge des meist stark lichtbrechenden ätherischen Öles, mit welchem sie gefüllt sind, bei der Lichtperzeption mitbeteiligt sind, spielen im Blatte von *Paramignya* gewiß keine Rolle. Fig. 16 auf Taf. II zeigt, daß die Drüsen unter der Assimilationsschichte liegen, mithin von nur sehr schwachem Lichte getroffen werden. Anders ist es im Blatte des »Wood-Apple«, *Feronia elephantum* Corr. Hier liegen die Drüsen direkt unter der Epidermis, deren stark verdickte Außenmembranen gerade dort, wo darunter Drüsen sind, der sonst ziemlich kräftigen Kutikularleisten entbehren. Auf Taf. II ist das in Fig. 18 dargestellt. Wenn nun auch unter Berücksichtigung dessen, was Haberlandt[2] über die Bedeutung derartiger Epidermiszellen mit leisten- oder faltenfreier Kutikula mitteilt, in dieser Tatsache ein Indizium für die Bedeutung der Drüsen als Strahlensammler gesehen werden könnte, so möchte ich mich doch einer bestimmten Aussage hierüber enthalten aus dem einfachen Grunde, da ich nicht Gelegenheit hatte, mich an frischem Materiale über die optische Wirkung der Drüsen zu überzeugen. Hingegen konnte festgestellt werden, daß in den gewöhnlichen Epidermiszellen trotz der Kutikularfalten in bester Weise Lichtsammlung erfolgt. Wie an dem Querschnitte, Fig. 19, Taf. II, zu sehen, besitzen die kleinen Epidermiszellen, deren Tiefe höchstens 18 μ beträgt, eine im Verhältnis zum Zellumen sehr dicke, größtenteils kutinisierte Außenwand, deren Gestalt eine wirksame Konkavkonvexlinse ergibt. Der Linsenversuch zeigt, daß im Zentrum der Zellinnenwände eine Strahlensammlung erfolgt, welche der in den *Paramignya*-Zellen erzielten nahezu gleichwertig ist. Die Blätter dieses für die Gummigewinnung wichtigen, in Ostindien weit verbreiteten Baumes sind bekanntlich unpaarig

---

[1] Vergl. Solereder, System. Anatomie, p. 201 bis 202.

[2] Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 105 und 106, Taf. III, Fig. 1.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gefiedert, der Blattstiel geflügelt. Bemerkenswert wird das Blatt jedoch dadurch, daß die meist in Fünfzahl vorhandenen Fiederchen mit gelenkig verdickten Stielchen am geflügelten Hauptstiele sitzen und daß dieser aus zwei oder drei ebenfalls durch Gelenke verbundenen Gliedern besteht; eine gelenkartige Verdickung wird überdies an der Insertionsstelle des Hauptblattstieles bemerkbar. Diese Verhältnisse finden sich in Fig. 17, Taf. II, dargestellt.

3. *Hevea brasilieusis* Müll., ein ansehnlicher Kautschukbaum aus der Familie der **Euphorbiaceen,** trägt dreizählige Blätter, deren Gelenke sich an den gleichen Stellen wie bei *Paramignya* befinden; nur sind die Verdickungen hier nicht so stark hervortretend. Die Zellen der oberseitigen Blattepidermis erinnern ihrer Gestalt nach an die Zellen des zur selben Familie gehörigen, in Abschnitt *B* besprochenen *Cleistanthus.* Nach innen und nach außen nahezu in gleicher Weise gewölbt, bewirken sie gesetzmäßige Beleuchtungseffekte an ihren Plasmabelegen. Die Lichtstärke der erhellten Partien wird durch die ziemlich derbe, mit Leisten versehene Kutikula etwas beeinträchtigt; niemals erreichen diese Leisten jedoch an der Blattoberseite die bedeutende, jede gesetzmäßige Lichtverteilung vereitelnde Höhe der an der Blattunterseite auftretenden Kutikularkämme.

4. Über die Bewegungsorgane und optischen Einrichtungen des Blattes der zu den **Araliaceen** gehörigen javanischen *Schefflera rigida* (Seem.) Harms. wurde schon auf p. 698 gesprochen. (Vergl. Taf. II, Fig. 23 *a* und 23 *b*.)

Anhangsweise sei mitgeteilt, daß auch das Laubwerk einer **Gnetacee,** nämlich von *Gnetum costatum* K. Schum. (=*moluccanum* Hort.) auf den Besitz optischer Einrichtungen geprüft wurde. Die Kletterpflanze gehört allerdings nicht ganz in den Rahmen dieser Untersuchung, da hier nicht die Blätter mit Bewegungswerkzeugen versehen sind, sondern, wie bekannt, der Sproß in einzelne Glieder zerfällt, welche durch die Ausbildung ihrer prächtigen Gelenke sehr gut den Vergleich

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

mit Schenkelknochen[1] aushalten. Es findet sich denn auch in dem an mechanischen Elementen reichen Blatte keinerlei irgendwie bemerkenswerte Einrichtung.

Zusammenfassung.

1. Bei sämtlichen untersuchten Blättern tropischer Gelenkpflanzen ergaben sich, soweit die Spreiten als euphotometrisch angesehen werden konnten, an der Oberseite derselben Einrichtungen, durch welche bestimmte, mit der Lichtrichtung sich ändernde Beleuchtungsverhältnisse erzielt werden. Diese Einrichtungen gehören entweder dem weniger vollkommenen Typus, in das Assimilationsgewebe einspringende Innenwände der Epidermiszellen, oder dem vollkommenen Typus, Strahlensammlung bewirkende Zellen, an. Hervorzuheben ist, daß die durch ein besonderes, aller Wahrscheinlichkeit nach selbst nicht lichtempfindliches Spreitengelenk ausgezeichneten Blätter zumeist von Kletterpflanzen fast ausnahmslos mit wirksamen Strahlensammlern bedacht sind (Dioscoreaceen, Menispermaceen, *Faradaya, Paramignya*).

2. Die besagten Einrichtungen fehlen ganz oder sind zum mindesten von sehr zweifelhafter Wirkung entweder in Blättern, die fast stets hohen Lichtintensitäten ausgesetzt sind (Dipterocarpaceen, *Picrodendron, Otophora*) oder aber in Blättern, für deren Spreiten die Perzeption der Lichtrichtung immerhin in Frage kommt (*Brownea*, vielleicht *Wagatea*).

3. Es wird der nachteilige Einfluß gleichmäßiger, nahezu konzentrischer Membranverdickung auf die Strahlensammlung von Zellen mit gewölbten Außenwänden nachgewiesen. Die bei Pflanzen mit euphotometrischen Spreiten gefundene konvexlinsenförmige Verdickung der Zellaußenwände (besonders ausgeprägt bei *Paramignya* und *Albertisia*) wird unter Mitberücksichtigung der Tatsache, daß die Verdickungen bei anderen Gewächsen (Dipterocarpaceen, *Picro-*

---

[1] Vergl. die Abbildung bei Eichler's Besprechung der Gnetaceen in »Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien II«, Bd. 1, p. 120.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dendron) die Gestalt von lichtzerstreuenden Konkavlinsen annehmen, als eine Anpassung der Epidermis an die Funktion eines Lichtsinnesepithels gedeutet.

4. Innerhalb der Familie der Menispermaceen ist ein Zusammenhang zwischen vollkommenem und weniger vollkommenem Typus der lichtperzipierenden Epidermis insofern von Bedeutung, als sich der bei *Anamirta* schon von Haberlandt festgestellte weniger vollkommene Typus bei *Cocculus Blumei* mit schwachen Andeutungen des in Punkt 3 charakterisierten vollkommenen Typus verbindet und endlich in den Spreiten von *Albertisia* dieser Typus unter gleichzeitiger Reduktion jenes zu vollendeter Ausbildung gelangt.

5. Es wird die Möglichkeit der Lichtperzeption auf Grund des von stark verdickten, konkaven Epidermisinnenwänden *(Magnolia sphenocarpa)* reflektierten Lichtes und bei Blättern mit oberseitigem Wassergewebe die Möglichkeit der Lichtperzeption auf Grund des Reliefs der Grenzfläche zwischen Wasser- und Assimilationsgewebe erörtert.

Eine zweite Untersuchung, mit welcher ich nach Erledigung einiger zurückgebliebener Arbeiten demnächst beginnen werde, soll dem vergleichenden Studium der Bewegungswerkzeuge am gleichen Materiale gewidmet sein.

Nachtrag.

Erst nach Beendigung des Manuskriptes wurde ich mit der in den beiden Februarnummern des Biologischen Zentralblattes erschienenen Arbeit Hans Kniep's: »Über die Lichtperzeption der Laubblätter« (Biol. Zentralbl. Bd. XXVII, 1907, p. 97 bis 106 und p. 129 bis 142) bekannt.

Die Versuche des genannten Autors wurden angestellt um zu prüfen, »ob bei aufgehobener Sammlung des Lichtes durch die Papillen der oberen Epidermis die Blätter noch im stande

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sind, den Lichtreiz zu perzipieren und in demselben Sinne wie normal belichtete Blätter zu reagieren«.

Auf Grund einer Reihe sehr exakter Experimente mit Blättern von *Tropaeolum minus, Begonia discolor* und *B. heracleifolia* gelangt Kniep zu dem Ergebnisse, »daß die Linsenfunktion der oberen Epidermiszellen für den Sinn der Reaktion der untersuchten Laubblätter keine Bedeutung hat« (a. a. O., p. 136) und »daß das durch die Hervorwölbung der oberen Epidermiswand auf dem Plasmabeleg der inneren entstehende helle Lichtfeld für den Sinn der Reaktion des Blattes nicht maßgebend ist«[1] (a. a. O., p. 140).

Die Ausschaltung der Linsenfunktion der oberseitigen Blattepidermis bewerkstelligte Kniep dadurch, daß er die Spreitenoberflächen mit Paraffinöl ($n = 1 \cdot 476$) bestrich und zur Fixierung und gleichmäßigen Verteilung des Öles auf der Blattfläche ein dünnes Glimmerblättchen oder in anderen Fällen ein mit Öl durchtränktes Seidenpapier darüber spannte. Die Versuchsanstellung erinnert demnach ganz an den von mir auf p. 682 (Fußnote) zitierten Glimmerblättchenversuch Haberlandt's, welcher die Notwendigkeit der durch vorgewölbte Außenmembranen bewirkten Lichtverteilung für die Reizperzeption dargetan hat. Wie aus einer Fußnote in Kniep's Arbeit (a. a. O., p. 140 und 141) hervorgeht, wurden dem Verfasser Haberlandt's Versuche erst bekannt, als seine Arbeit schon in Druck gegeben war. Der einzige wesentliche Unterschied zwischen Haberlandt's und Kniep's Versuchen liegt darin, daß Haberlandt zur Ausschaltung der Sammellinsenfunktion der Epidermiszellen Wasser, Kniep hingegen Paraffinöl benutzte.

Während aber durch das Wasser in der Tat jede Beleuchtungsdifferenzierung an den Plasmabelegen ebener Zellinnenwände[2] infolge nahezu gleichen Brechungsvermögens von Zellsaft und Wasser hintangehalten wird, ist dies bei Anwen-

[1] Beide Nebensätze im Original gesperrt gedruckt.

[2] Die Versuchspflanzen zeichnen sich durchwegs durch dergestaltige Innenmembranen aus.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dung eines stärker brechenden Mediums, wie es das Paraffinöl ist, nicht der Fall. Kniep wollte auch nicht eine gleichmäßige Beleuchtung erzielen, sondern ihm war es darum zu tun, die Zellinnenwand invers zu beleuchten, d. h. ein relativ dunkleres Mittelfeld und relativ hellere Randpartien zu erhalten. Damit ist aber wieder nichts anderes als eine äußerst gesetzmäßige Intensitätsverteilung des Lichtes geschaffen, die sich bei Änderung des Lichteinfalles sicherlich gesetzmäßig ändern muß. Wie ich schon auf p. 682 (Fußnote)

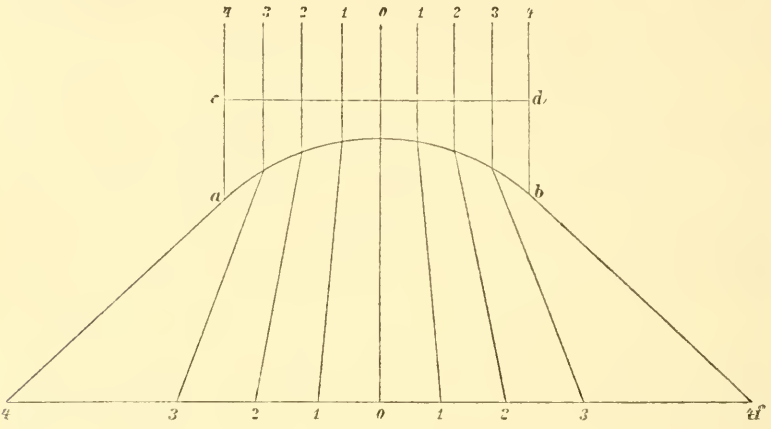


Fig. 9.

bemerkt habe, wird ja die Änderung der Lichtintensitätsverteilung direkt als die heliotropische Bewegung auslösender Reiz perzipiert.

Übrigens ersieht man aus Kniep's optischen Darlegungen auf p. 100 durchaus nicht die inverse Beleuchtung der Zellinnenwand. Daß auf Grund einer Zerstreuungslinse die Rückwand einer einzeln stehenden Zelle nicht invers beleuchtet wird, ergibt sich schon aus der einfachen Überlegung, daß vom Zentrum einer Zerstreuungslinse gegen die Ränder derselben die Größe der Lichtzerstreunng zu-, damit aber auch die Helligkeit abnimmt. Aus der in Fig. 9 gezeichneten Konstruktion, die durch ein einfaches Experiment mit Lichtquelle, Linse und Papierblatt leicht die Bestätigung ihrer Richtigkeit erhält, ergibt sich das sofort.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Auf die Plankonkavlinse *a b c d*, die aus Glas $\left(n = \frac{3}{2}\right)$ gedacht ist, fällt ein Bündel parallelen Lichtes; dasselbe wird von dem unter der Linse befindlichen ebenen Schirme *e f* aufgefangen. Die zwischen den gleich weit abstehenden, gezeichneten Strahlen befindlichen Lichtmengen sind selbstverständlich vor dem Eintritte in die Linse vollkommen gleich, verteilen sich aber auf dem Schirme derart, daß die gleichen Lichtmengen auf verschieden große Flächenteile (0 bis 1, 1 bis 2, 2 bis 3, 3 bis 4) fallen. Es ergibt sich aus der Zeichnung, daß die betreffenden Flächenstücke um so größer werden, je weiter dieselben vom Zentralstrahle *(o)* entfernt sind. Ihre Helligkeit muß dementsprechend um so geringer sein, je näher die Flächenstücke dem Rande des Schirmes liegen.[1]

Wenn nun Kniep beim Linsenversuche tatsächlich eine inverse Beleuchtung sieht, so kann dieselbe nur dadurch zustande kommen, daß die sehr zarten Radialwände der Epidermiszellen das zerstreute Randlicht (etwa zwischen 3 und 4, Fig. 9) in die benachbarten Zellen ziemlich ungeschwächt durchlassen. Die inverse Beleuchtung der Rückwand einer Zelle wird also nur durch das Randlicht der umgebenden Zellen hervorgerufen. Sind aber die Radialwände derb oder gar kutinisiert, so erfolgt größtenteils Reflexion und Absorption des Randlichtes und die Lichtintensitätsverteilung bleibt trotz Zerstreuungslinse nach dem früheren der Qualität nach dieselbe wie ohne Zerstreuungslinse.

Meine Ausführungen in vorliegender Arbeit sind mit Rücksicht auf Kniep's Versuche nach diesen Erörterungen nur insoweit zu modifizieren, als konkavlinsenförmige Membranverdickungen für sich allein nicht als Hindernis für die Erzielung gesetzmäßiger Beleuchtungsverhältnisse angesehen werden dürfen. Daß die Vermeidung derartiger Membranen und Ausbildung konvexlinsenförmiger Außenwände bei euphotometrischen Blättern trotz alledem mit Rücksicht auf die durch

[1] Wäre der Schirm sphärisch nach unten gebogen, ergäben sich etwas geringere Beleuchtungsdifferenzen; sie wären jedoch auch in diesem Falle noch vorhanden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

letztere erzielten höheren Lichtkontraste als dem besonderen Zwecke dienliche Einrichtung aufgefaßt werden kann, ist klar.

Während der Drucklegung meiner Arbeit ist vonseiten Haberlandt's eine Erwiderung auf Kniep's Veröffentlichung erschienen: Die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis für die Lichtperzeption (Biolog. Centralblatt, Bd. XXVII, 1907, p. 289 bis 301). Die von mir in diesem Nachtrage nur kurz festgestellten Punkte finden sich hier in eingehender Weise erörtert. Durch eine Reihe eneuter Versuche wird abermals in überzeugender Weise die Notwendigkeit von gesetzmäßiger Lichtintensitätsverteilung auf den Plasmabelegen und von deren Änderung für die Auslösung einer heliotropischen Bewegung des lichtempfindlichen Laubblattes dargetan. Auf p. 284 wird auf die Bedeutung der Kniep'schen Versuche für die Weiterentwicklung der Theorie hingewiesen.

Systematische Übersicht des Untersuchungsmateriales.

(Der dem Gattungsnamen beigefügte Buchstabe bezeichnet den Abschnitt, in welchem die Pflanze behandelt ist.)

Gymnospermae: 6. Kl. *Gnetales,*
Fam. *Gnetaceae: Gnetum* — *E,* Anhang.

Monocotyledoneae: 9. R. *Liliiflorae,*
Fam. *Dioscoreaceae: Dioscorea* — *C* und *E.*

Archichlamydeae: 9. R. *Urticales,*
Fam. *Ulmaceae: Trema* — *B.*

15. R. *Ranales,*
Fam. *Menispermaceae:*
Cocculus
Fibraurea
Tinospora
Cosciniuum
Arcangelisia
Albertisia
— *C*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fam. *Magnoliaceae:*	*Magnolia*	*A*
	Talauma	
Fam. *Anonaceae:*	*Polyalthia*	*B*
	Artabotrys	
18. R. *Rosales,*		
Fam. *Connaraceae:*	*Connarus*	*D*
Fam. *Leguminosae:*	*Brownea*	*D*
	Wagatea	
	Alysicarpus	
	Flemingia	
	Erythrina	
	Butea	
19. R. *Geraniales,*		
Fam. *Rutaceae:*	*Paramignya*	*E*
	Feronia	
Fam. *Simarubaceae:*	*Picrodendron*	*D*
Fam. *Euphorbiaceae:*	*Lebidieropsis*	*B*
	Hevea	*E*
20. R. *Sapindales,*		
Fam. *Sapindaceae:*	*Otophora*	*D*
21. R. *Rhamnales*		
Fam. *Vitaceae:*	*Cissus*	*B*
22. R. *Malvales,*		
Fam. *Bombacaceae:*	*Durio*	*A*
23. R. *Parietales,*		
Fam. *Dipterocarpaceae:*	*Dryobalanops*	*A*
	Shorea	
26. R. *Umbelliflorae,*		
Fam. *Araliaceae:*	*Schefflera*	*E*
Metachlamydeae: 3. R. *Ebenales,*		
Fam. *Sapotaceae:*	*Palaquium*	*A*
4. R. *Contortae,*		
Fam. *Loganiaceae:*	*Strychnos*	*B*
	Fagraea	
5. R. *Tubiflorae,*		
Fam. *Verbenaceae:*	*Faradaya*	*C*
Fam. *Solanaceae:*	*Brunfelsia*	*B*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Blattstiel von *Magnolia sphenocarpa* Hook., nat. Gr.
» 2. Querschnitt der Blattoberseite in der Nähe einer Blattrippe. Dieselbe Pflanze. Vergr. 187.
» 3. Querschnitt der Blattoberseite derselben Pflanze. *s* = Sekretzelle. Vergr. 375.
» 4. Blattstiel von *Talauma Hodgsoni* Hook. f. et Thoms., nat. Gr.
» 5. Oberseitige Blattepidermis dieser Pflanze im Querschnitt. Vergr. 375.
» 6. Blattstiel von *Durio zibethinus* Murr., nat. Gr.
» 7. Blattstiel von *Palaquium Treubii* Burck., nat. Gr.
» 8. Blattoberseite von *Palaquium* im Querschnitt. Vergr. 375.
» 9. Blattstiel von *Trema* sp., nat. Gr.
» 10. Oberseitige Blattepidermis dieser Pflanze im Querschnitt. Vergr. 498.
» 11. Blattstiel von *Polyalthia suberosa* B. et H., nat. Gr.
» 12 *a*. Blattoberseite von *Arlabotrys suaveolens* Blum. aus dem Querschnitte durch eine Randpartie des Blattes. *s* = Sekretzelle. Vergr. 375.
b. Dasselbe aus einer mittleren Partie des Blattes. Vergr. 375.
» 13. Blattoberseite von *Polyalthia sub.* im Querschnitt. Vergr. 375.
» 14. Blattstiel von *Lebidieropsis orbicularis* Müll., nat Gr.
» 15. Blattstiel von *Cissus* sp., nat. Gr.
» 16. Oberseitige Blattepidermis von *Strychnos* sp. im Querschnitt. Vergr. 375.
» 17. Blattoberseite von *Fagraea* sp., Querschnitt. Vergr. 375.
» 18. Blattstiel von *Dioscorea Koordersii* Ridl., nat. Gr.
» 19. Flächenbild der Blattoberseite dieser Pflanze. Die hell gelassenen Zellen sind ungeteilt. Vergr. 187.
» 20. Die Blattoberseite im Querschnitte. Vergr. 187.
» 21 *a*. Stielgelenk von *Arcangelisia lemniscata* Becc.
b. Deren Spreitengelenk. Beides nat. Gr.
» 22 *a*. Stielgelenk von *Coscinium Blumeanum* Miers.
b. Dessen Spreitengelenk. Beides nat. Gr.
» 23 *a*. Stielgelenk von *Albertisia papuana* Becc.
b. Deren Spreitengelenk. Beides nat. Gr.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 24. Querschnitt der Blattoberseite von *Tinospora crispa* Miers. Vergr. 375.
» 25. Flächenbild der Blattoberseite von *Arcangelisia lemniscata*. Die kleiren, kugeligen Zellen heben sich durch stärkere Wölbung von den gewöhnlichen Epidermiszellen ab. Vergr. 375.
» 26. Querschnitt der Blattoberseite von *Coscinium Blumean*. Vergr. 375.
» 27. Dasselbe von *Fibraurea chloroleuca* Miers. Vergr. 375.
» 28. Dasselbe von *Cocculus Blumei* Boerl. Vergr. 375.
» 29. Dasselbe von *Albertisia papuana* Vergr. 375.

Tafel II.

Fig. 1. Blattstiel von *Faradaya* sp., nat. Gr.
» 2. Blattoberseite dieser Pflanze im Querschnitt. Vergr. 333.
» 3 *a*. Stielgelenk von *Otophora* sp.
» *b*. Deren Fiedergelenk. Beides nat. Gr.
» 4 *a*. Stielgelenk von *Connarus* sp.
» *b*. Dessen Fiedergelenk. Beides nat. Gr.
» 5. Oberseitige Blattepidermis von *Connarus diversifolius* (Hortorum?) im Querschnitt. Vergr. 375.
» 6. Dasselbe von *Connarus ellipticus* King. Vergr. 375.
» 7 *a*. Stielgelenk von *Butea frondosa* Wall.
b. Deren Fiedergelenke. Beides nat. Gr.
» 8 *a*. Blattstiel von *Alysicarpus bupleurifolius* DC. von oben gesehen.
» *b*. Derselbe von der Seite gesehen. Beides nat. Gr.
» 9. Oberseitige Blattepidermis dieser Pflanze im Querschnitt. Vergr. 498.
» 10. Dasselbe aus einer anderen Partie des gleichen Blattes. Die Außenmembran besitzt eine stark quellbare Innenschicht. Vergr. 498.
» 11. Flächenbild der Blattoberseite derselben Pflanze, gezeichnet nach einem Aschenpräparat. Vergr. 498.
» 12. Unterseitige Blattepidermis im Querschnitt. Vergr. 498.
» 13. Querschnitt durch die Blattoberseite *Wagatea spicata* Dalz. Vergr. 498.
» 14 *a*. Stielgelenk von *Paramignya armata* Oliv.
b. Spreiten- und Fiedergelenke derselben. Beides nat. Gr.
» 15. Querschnitt durch die Blattoberseite dieser Pflanze. Vergr. 498.
» 16. Blattquerschnitt derselben Pflanze — Vergr. 125 — zeigt die Lage der Sekretbehälter.
» 17. Blattstiel und unterstes Fiederblattpaar von *Feronia elephantum* Corr. *st* = Stiel, *f* = Fiederblätter. Nat. Gr.
» 18. Flächenbild der Blattoberseite dieser Pflanze, zeigt das Auslassen der Kutikularfalten ober einer Drüse. Vergr. 375.
» 19. Querschnitt durch die Blattoberseite derselben Pflanze. Vergr. 498.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 20 *a*. Stielgelenk von *Dioscorea pentaphylla* L.

b. Deren Spreiten- und Fiedergelenke. Beides nat. Gr.

» 21. Oberseitige Blattepidermis dieser Pflanze im Querschnitt. *K* = kollenchymatische Kantenversteifung. Vergr. 125.

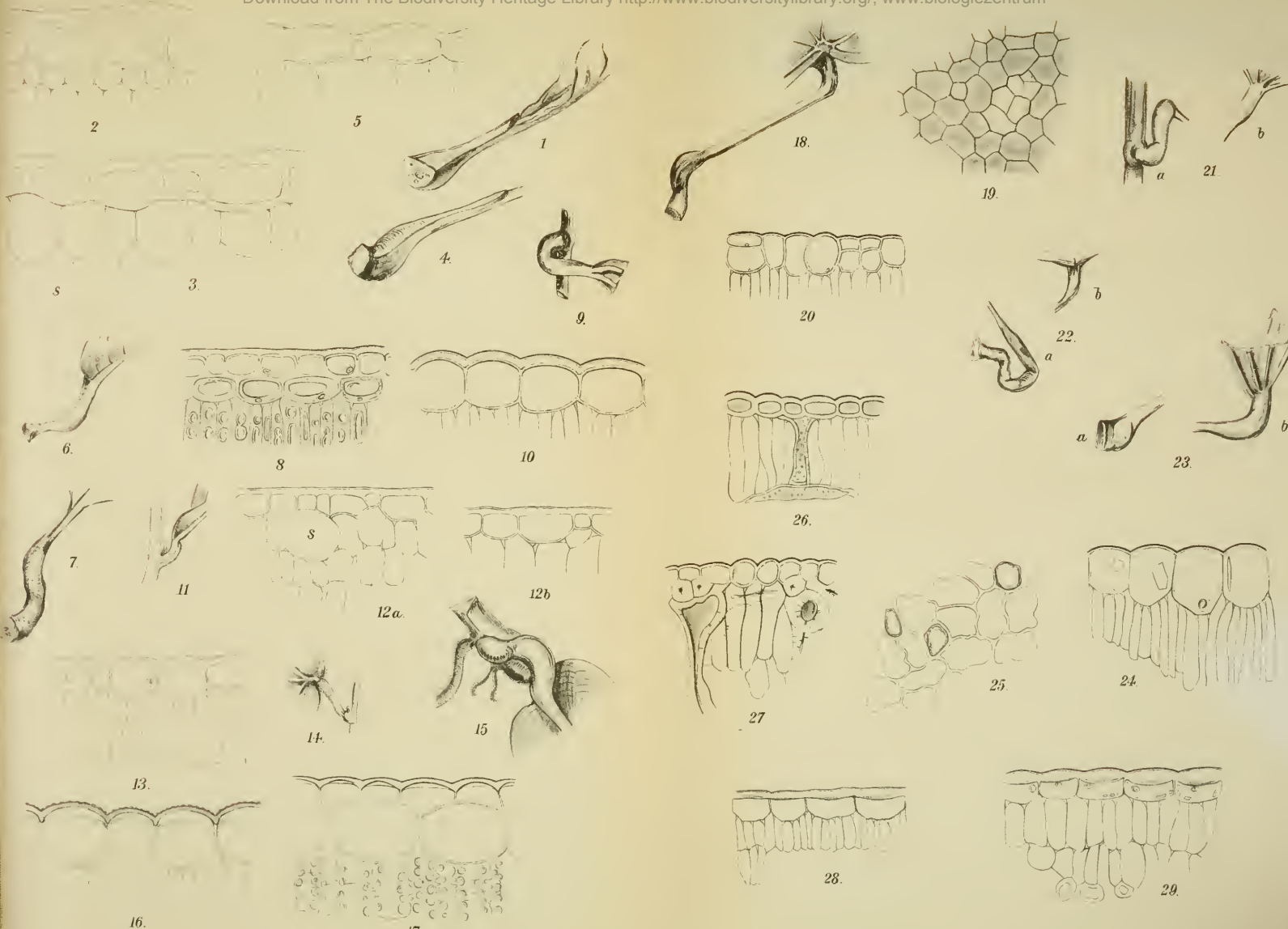
» 22. Flächenbild dieses Gewebes. Vergr. 125.

» 23 *a*. Stielgelenk von *Schefflera rigida* (Seem.) Harms. $\frac{4}{5}$ der nat. Gr.

n = Ligula-artige Nebenblätter.

b. Das Spreitengelenk und die Fiedergelenke dieser Pflanze. Nat. Gr.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Sperlich del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

3b

2.

1.

3a

4a

4b

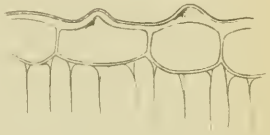
5.

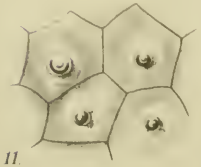
7a

7b

6

a b
8


9

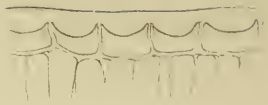

11.

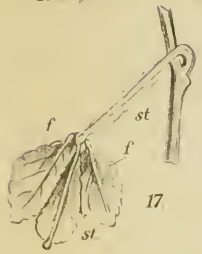
10

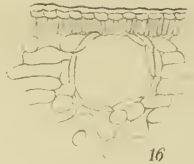
12

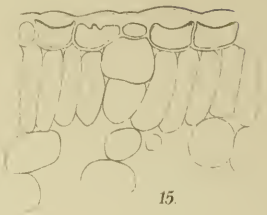
14a

14b


13


f st f st
17

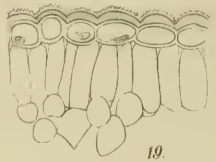

16


15.

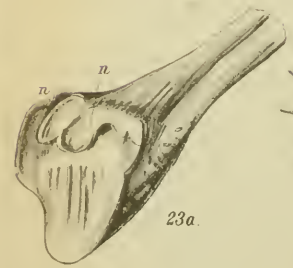
a

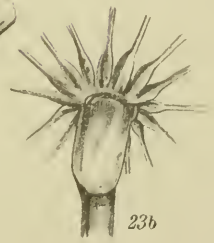
b
20

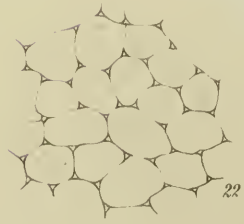
18


19.

k k
21.


n n
23a.


23b


22